БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 21 1936 № 1

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

От редакции 3

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

В. Н. Любименко, Е. Д. Буслова и Н. И. Ефимова. Окраска корня моркови как расовый признак (с 1 табл.) 5

О. П. Протодьяконов и А. М. Мансуров. Влияние азота на кислотообразующую способность гриба *Aspergillus niger* 18

О. Г. Александрова. Анатомическая характеристика *Pisum sativum* L. sensu amplissimo Gov. 35

М. С. Яковлев. Анатомическая характеристика некоторых типов льна в их онтогенетическом развитии (с 27 рис.) 48

Н. Н. Воронихин. *Atichia deformis* Woronich. sp. nov. (*Atichiales*) (с 5 рис.) 76

А. И. Толмачев. Новые данные о флоре острова Вайгач 80

Г. В. Гроздов. О бересклете европейском 93

А. И. Лесков. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцова моря 96

II. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Г. И. Журавская. Метод количественного определения поглощаемого при дыхании кислорода (с 6 рис.) 117

III. РЕФЕРАТЫ 125

IV. ХРОНИКА 127

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1936 МОСКВА

Редактор *В. Л. Комаров.* Техн. редактор *Е. Л. Ленская*

Ленбиомедгиз 17/л. Ленгорлит № 11146. Тираж 2700 экз.
Сдано в набор 10/I Подписано к печати 19/IV 1936 г. Ст. ф. 72 × 110/16.
Авт. л. 11,85. Бум. л. 4. Печатн. знак. в 1 бум. листе 132 119. Заказ № 306.

Тип. „Коминтерн“ и школа ФЗУ им. КИМ'а. Ленинград. Красная ул., 1.

ОТ РЕДАКЦИИ

Двадцать первый год существования, двадцать первый том издания „Ботанического журнала“ — факт, говорящий сам за себя.

В 1936 год мы вступили под лозунгом борьбы за урожай 7—8 миллиардов пудов зерна, 40 миллионов пудов хлопка-волокна, 254 миллионов центнеров сахарной свеклы, за решительное повышение урожайности всех продовольственных и технических культур. Сотрудники журнала не могут оставаться пассивными к этому мощному призыву и дадут ряд статей, касающихся изучения методов повышения урожайности хлебных злаков и других культур. Один из номеров журнала мы думаем посвятить вопросам, связанным с хлебными культурами.

Изучение других культурных растений также на очереди. На очереди также вопросы изучения лугов и пастбищ, вопросы ферментации и пр.

Изучение растительного покрова арктики, так интересующей широкие массы трудящихся нашего Союза, найдет свое отражение на страницах журнала.

„Ботанический журнал СССР“ — орган ботанической общественности, с момента своего основания связанный с Ботаническим обществом и с ботаниками, работающими в различных отдаленных центрах нашего необъятного Союза. Журнал не руководство по ботанике, не учебник и не хрестоматия, он не может держаться одной какой-либо основной темы. Темы, над которыми работают ботаники Союза, бесконечно разнообразны, и „Ботанический журнал“ должен отразить это разнообразие.

Редакция нашего журнала была бы чрезвычайно счастлива, если бы на страницах его нашло свое отражение развитие ботанических институтов, лабораторий и станций. Наша социалистическая родина развивает кипучую энергию в деле исследования и для журнала быть отражением этого развития науки—большая радость.

Редакция обращается к сотрудникам с призывом сообщать фактический материал, касающийся жизни наших научных учреждений по ботанике, отдельных тем научных работ, экспедиций, экскурсий и стационарных исследований. Очень важны также и сведения, касающиеся вопроса подготовки кадров.

Редакция

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

В. Н. ЛЮБИМЕНКО, Е. Д. БУСЛОВА и Н. И. ЕФИМОВА

Окраска корня моркови как расовый признак

С 1 табл.

(Получено 2/XI 1935)

Несмотря на то, что каротин был впервые извлечен для химического исследования из корней моркови и даже получил название по видовому названию моркови, на самом деле существует очень немного сортов этого растения, у которых в корнях присутствует типичный каротин. В работе Любименко, Щегловой и Чернышевой (1930), специально посвященной пигментам корней у разных сортов моркови, типичный каротин был обнаружен только у 6 форм из 16. У остальных сортов были найдены другие пигменты, в том числе и типичный хлорофилл. Исследованные сорта были взяты из сортовой коллекции Всесоюзного института растениеводства по предложению специалиста этого института В. И. Мацкевич, которая интересовалась окраской корней как расовым признаком.

Настоящая работа была предпринята также по предложению В. И. Мацкевич и по существу представляет продолжение и развитие первой. На этот раз было исследовано 30 образцов корней, выращенных В. И. Мацкевич в Огульцах близ Харькова.

Извлечение пигментов производилось из живых корней, которые предварительно тонко измельчались и обрабатывались холодным 96% спиртом. Благодаря большому количеству воды в корнях спирт, прибавленный в небольшом количестве, сильно разбавлялся и не извлекал пластидных пигментов. Полученная таким путем первая вытяжка служила для удаления сахаров и водорастворимых пигментов, антоцианина и антохлора, а также избытка воды. Затем растертая масса корней снова обрабатывалась холодным 96% спиртом с растиранием в ступке; эта фракция давала пигменты, легко растворимые в спирту. Следующая фракция получалась обработкой растертой массы горячим 96% спиртом. Если ткань оставалась еще окрашенной, производилось извлечение петролейным эфиром до полного обесцвечивания массы.

Полученные вытяжки затем выпаривались в темноте при обыкновенной температуре. Сухие осадки спиртовых извлечений промывались водой, а после ее удаления — петролейным эфиром и затем снова растворялись в спирту и снова выпаривались.

Осадки петролейно-эфирного извлечения обрабатывались последовательно сначала холодным, а затем горячим спиртом. Такой последовательной обработкой мы разделяли извлеченные пигменты на ряд фракций по их растворимости в холодном, горячем спирту и в петролейном эфире.

Осадки исследовались под микроскопом, который давал возможность следить за образованием кристаллов и степенью очистки препарата от посторонних примесей. Кроме того, небольшая часть осадка растворялась в сероуглероде, и полученный раствор подвергался спектроскопическому анализу при помощи микроспектроскопа Цейса. Неизменность спектра поглощения служила показателем, что выделенная фракция достаточно очищена от примеси других цветных веществ.

Помимо спектроскопического анализа, выделенные пигменты в осадках обрабатывались также кислотами муравьиной и уксусной, в которых типичный каротин не растворяется. Кроме качественного исследования пигментов был произведен также количественный анализ их колориметрическим методом, причем для каротиноидов стандартным раствором служил раствор двухромокислого калия, а для ликопиноидов спиртовой раствор азобензола (на 100 $см^3$ 96% спирта 145 мг азобензола, что соответствует 0,0078 мг ликопина).

В нижеследующей таблице приводим краткую характеристику выделенных пигментов.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пигментов

I. *Пигменты, растворенные в клеточном соке.*

1. Антоцианин (ближе не исследованный).
2. Антохлор, желтый пигмент, ближе не исследованный.

II. *Пигменты, заключенные в пластидах.*

3. Хлорофилл.
4. Каротин α — оранжевый, кристаллический, нерастворим в спирте, муравьиной и уксусной кислотах. Спектр в сероуглероде состоит из двух полос поглощения: I. λ 537—510 $\mu\mu$; II. λ 490—470 $\mu\mu$.
5. Каротин α_1—оранжевый, кристаллический, растворим в горячем спирте и в уксусной кислоте (очень медленно и слабо). Спектр поглощения в сероуглероде состоит также из двух полос, как и у предыдущего, но первая полоса несколько сдвинута и занимает положение λ 530—505 $\mu\mu$.
6. Каротиноид первичный—оранжево-желтый, аморфный, растворим в холодном спирте и в петролейном эфире, нерастворим в муравьиной кислоте; встречается в корнях дикой моркови в двух формах: α—нерастворима в уксусной кислоте; β—растворима в ней. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из двух полос: α I. λ 508—490 $\mu\mu$ и α II. λ 478—460 $\mu\mu$; β I. λ 508—490 $\mu\mu$ и β II. λ 479—465 $\mu\mu$.
7. Ксантофиллоид α—оранжево-желтый, аморфный, растворим в спирте, в петролейном эфире, в уксусной кислоте и в муравьиной, в последней медленно. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из трех полос: I. λ 510—490 $\mu\mu$; II. λ 480—460 $\mu\mu$; III. λ 450—440 $\mu\mu$.
8. Ксантофиллоид β, желтый, аморфный, растворим в спирте, в петролейном эфире, в уксусной и муравьиной кислотах. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из трех полос: I. λ 520—500 $\mu\mu$, II. λ 485—470 $\mu\mu$; III. λ 460—450 $\mu\mu$.
9. Ксантокаротин—золотисто-желтый, аморфный, растворим в спирте, в петролейном эфире и уксусной кислоте; в муравьиной кислоте нерастворим. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из двух полос: I. λ 530—500 $\mu\mu$; II. λ 480—460 $\mu\mu$.

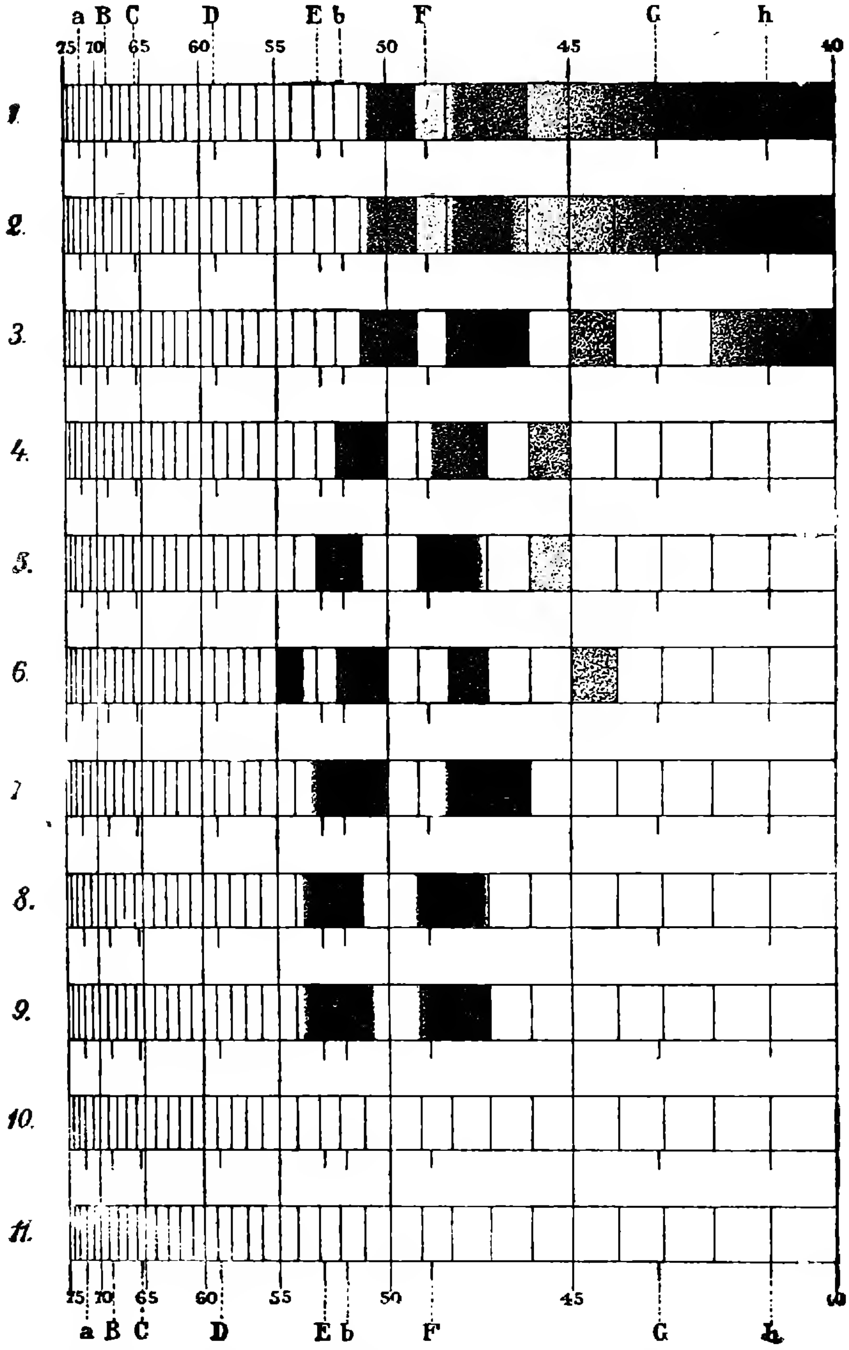


Рис. 1. Спектры поглощения растворов в сероуглероде.
1. Первичный каротиноид α из корня дикой моркови Киевской области.
2. Первичный каротиноид β из корня дикой моркови из Средней Азии.
3. Ксантофиллоид α.
4. Ксантофиллоид β.
5. Ликопиноид β.
6. Ликопиноид α.
7. Ксантокаротин.
8. Каротин α.
9. Каротин α_1.

10. Каротиноид вторичный—оранжевый, трудно извлекаемый из тканей всеми растворителями и потому ближе не исследованный; спектр поглощения в сероуглероде состоит из двух полос: I. λ 520—500 μμ; II. λ 490—480 μμ.

11. Ликопиноид α—красный, кристаллический, растворим в горячем спирте, не растворяется в муравьиной и уксусной кислотах. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из четырех полос: I. λ 550—535 μμ; II. λ 520—500 μμ; III. λ 480—470 μμ; IV. λ 450—440 μμ.

12. Ликопиноид β—оранжево-красный, аморфный, растворим в горячем спирте и уксусной кислоте; в муравьиной кислоте не растворяется. Спектр поглощения в сероуглероде состоит из трех полос: I. λ 530—510 μμ; II. λ 490—472 μμ; III. λ 460—450 μμ.

См. таблицу спектров поглощения в CS_2 (рис. 1, стр. 8). [1]

Все перечисленные здесь пластидные пигменты легко растворяются в сероуглероде, серном эфире и хлороформе.

В дополнение к качественной и количественной характеристике пигментов было произведено также анатомическое исследование корней. В нижеследующей таблице (стр. 9) приводим все данные, характеризующие окраску корней. В этой таблице мы распределили исследованные нами сорта на группы по характеру встречающихся у них каротиноидов. Если допустить, что культурные расы моркови выведены из диких форм, то исходным пигментом следует считать найденный нами в корнях дикой моркови своеобразный каротиноид, названный нами первичным. К его двум модификациям по оптическим свойствам и отношению к растворителям ближе всего стоят пигменты, названные нами ксантофиллоидами α и β. Поэтому в основание нашей группировки мы положили, с одной стороны, наличность этих основных пигментов, а с другой, постепенное усложнение системы каротиноидов по их числу и количеству.

Из приведенных данных видно, что корням моркови свойственны пигменты всех тех трех основных групп, которые встречаются и в надземных органах высших растений. Что касается хлорофилла, то его нахождение нехарактерно, так как оно связано с освещенностью ткани, и потому хлорофилл обычно встречается в головке корня, а отдельные слабо окрашенные хлоропласты попадаются главным образом в верхней части корней, получающей достаточное количество света.

Очень распространены в корнях пигменты типа антохлора и антоцианина, причем первый встречается чаще, чем второй. Пигменты эти обычно накопляются в области коры корня и редко заходят в древесинную часть. Каротиноиды также сосредоточиваются главным образом в коровой паренхиме, вследствие чего на поперечном срезе кора корня обычно окрашена более интенсивно, чем внутренняя древесинная часть. Это характерное расположение пигментов обеих групп указывает на известную общность в реакциях их образования, именно на связь их накопления с притоком пластических углеводов из надземных частей. Пигменты образуются как бы на пути тока углеводов, спускающегося из листьев.

---

[1] В нашем исследовании мы, конечно, не могли получить химически чистых препаратов для каждого из выделенных пигментов. Поэтому нам пришлось ограничиться в характеристике их только отношением к растворителям и оптическими свойствами. Не подлежит сомнению во всяком случае, что число изомеров каротина гораздо больше в корне моркови, чем это представляется на основании новейших химических исследований. В частности выделенные нами каротины α и α_1 по своим оптическим свойствам представляют модификацию каротина β, выделенного химиками.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика окраски корней моркови

№ по порядку	Название сорта	Характер пигментов	Количество каротиноидов в % на сухой вес корня	Анатомическая характеристика окраски корня
		I группа		
1	Дикая из СССР Киевский округ (727)	Каротиноид α первичный. Антохлор	0,0017	Окраска корня желтовато-белая. Утолщения сосудов окрашены в желтый цвет. Ясно окрашенных пластид не видно. В паренхиме коры имеется желтый пигмент в клеточном соке
2	Дикая из Средней Азии (739)	Каротиноид β первичный. Антохлор	0,0023	Окраска корня бледножелтая. Остальные признаки такие же, как и у предыдущей формы
3	Азербайджанская (104), Азербайджан	Каротиноид β первичный. Антохлор. Антоцианин	0,0362	Наружная часть коры фиолетово-черная, внутренняя часть и древесина светложелтого цвета. В первичной коре группы клеток с антоцианином, клетки с антохлором. Окрашенные в желтый цвет пластиды в коре и древесинной части
4	Персидская (158), Персия	Каротиноид β первичный. Антохлор	0,0528	Окраска корня желтая. В первичной коре антохлор; во вторичной коре и в древесинной части желтые пластиды
5	Кабульская (183), Афганистан	Каротиноид β первичный. Антохлор. Антоцианин	0,1501	Окраска корня желтая. В первичной коре клетки с антоцианом и антохлором. Лейкопласты и желтые пластиды
6	Персидская (164), Персия	Каротиноид β первичный. Антохлор. Хлорофилл	0,3519	Окраска корня желтая. В коре желтые пластиды и антохлор
		II группа		
7	Индийская (215), Индия	Ксантофиллоид α. Антохлор. Антоцианин	0,1371	Окраска корня желтая. В первичной коре клетки с антоцианом, иногда с кристаллами антоциана; антоциан встречается и в древесинной части. В коре антохлор. Лейкопласты и желтые пластиды
8	Хивинская (115), Хива	Ксантофиллоид α. Антохлор. Антоцианин	0,1641	Окраска корня желтая. В коре клетки с антоцианом жидким и кристаллическим. В коре и древесинной части желтые пластиды

№ по порядку	Название сорта	Характер пигментов	Количество каротиноидов в % на сухой вес корня	Анатомическая характеристика окраски корня
9	Гератская (171), Афганистан	Ксантофиллоид α. Антоцианин	0,2135	Кора окрашена снаружи в фиолетово-черный цвет, внутри канареечно-желтого цвета, как и древесина. В клетках с антоцианом зерна и кристаллы этого пигмента. В тех же клетках желтые пластиды; в древесине желтые пластиды
10	Смирнская (63), Турция	Ксантофиллоид α	0,1899	Окраска корня желтая. В коре и древесине желтые пластиды. Утолщения сосудов окрашены в желтый цвет
11	Сирийская (15), Сирия	Ксантофиллоид α. Антохлор. Антоцианин	0,2380	Наружная часть коры фиолетово-черная, остальная часть, как и древесина, желтая. Желтые пластиды, антохлор. В древесине отдельные клетки с антоцианом
		III группа		
12	Самаркандская (119), Самарканд	Ксантофиллоид β. Антохлор	0,0286	Корень желтый, у шейки зеленоватый. Утолщения сосудов окрашены в желтый цвет. Лейкопласты и желтые пластиды, антохлор
13	Манисская (46), Турция	Ксантофиллоид β. Каротин α. Антохлор	0,0714	Окраска корня оранжевая. В коре и древесине желтые и оранжевые кристаллы. Встречаются лейкопласты
14	Кассабинская (50), Турция	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Ксантокаротин. Антохлор. Антоцианин	0,1056	Окраска корня оранжевая. В коре оранжевые кристаллы. Желтые и бесцветные пластиды, клетки с антоцианином и антохлором
15	Индийская (252), Индия	Каротиноид первичный. Каротин. Ликопиноид β. Антохлор. Антоцианин	0,0902	Окраска корня желтая с розовым оттенком. В коре желтые пластиды; утолщения сосудов окрашены в желтый цвет. Встречаются клетки с антоцианином и антохлором
16	Индийская (213), Индия	Ксантофиллоид β. Ликопиноид α. Антохлор	0,0822	Окраска корня желто-оранжевая. В коре изредка оранжевые кристаллы. В коре и древесине желтые и оранжевые пластиды

№ по порядку	Название сорта	Характер пигментов	Количество каротиноидов в % на сухой вес корня	Анатомическая характеристика окраски корня
17	Киликийская (35), Турция	Ксантофиллоид β. Каротин. Ликопиноид β. Антоцианин	0,2513	Наружная часть коры и древесины темнофиолетовая, вторичная кора оранжево-желтая. Много желтых пластид, также в клетках с антоцианином. Встречаются лейкопласты.
18	Японская (278)	Ксантофиллоид β. Ликопиноид α. Ликопиноид β. Антохлор	0,4412	Окраска корня яркокрасная. В коре и древесине много красных мелких кристаллов, особенно к коровой паренхиме
		IV группа		
19	Белая зеленоголовая (745)	Ксантофиллоид β. Хлорофилл в головке корня	0,0051	Корень белый, в верхней части головки зеленый. В первичной коре бледнозеленые хлоропласты. Утолщения сосудов желтые
20	Мастодон (669), США	Ксантофиллоид β. Каротиноид первичный. Антохлор	0,0173	Окраска корня бледно-желтая, у шейки зеленоватая. Антохлора особенно много в лубе. Утолщения сосудов желтые или оранжевые.
21	Чемпион (435), Германия	Ксантофиллоид β	0,0369	Окраска корня желтая. В коре и древесине желтые пластиды и лейкопласты. Утолщения сосудов желтые.
22	Заальфельдская (451), Германия	Ксантофиллоид β. Антохлор. Антоцианин	0,1020	Корень желтый. Желтые пластиды в коре и древесине. Утолщения сосудов желтые
23	Оранжевая зеленоголовая (773), Германия	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Ксантокаротин. Антохлор. Хлорофилл	0,0496	Корень желто-оранжевый. В коре желтые и оранжевые пластиды, изредка кристаллы. В древесине желтые пластиды, хлорофилл только в головке корня
24	Голландская (411), Италия	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Антохлор	0,1045	Корень оранжевый. В коре много оранжевых кристаллов, в древесине их меньше
25	Геранда (490), США	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Антохлор	0,1285	Корень оранжевый. В коре и древесине оранжевые кристаллы, желтые и оранжевые пластиды и лейкопласты

№ по порядку	Название сорта	Характер пигментов	Количество каротиноидов в % на сухой вес корня	Анатомическая характеристика окраски корня
26	Брауншвейгская (309), Германия	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Ксантокаротин	0,2034	Корень красновато-оранжевый; оранжевые кристаллы в коре и древесине
27	Нантская (536), Польша	Ксантофиллоид β. Каротин α и α_1. Ксантокаротин	0,2555	Корень оранжевый. В коре и древесине оранжевые кристаллы, желтые и оранжевые пластиды
28	Валерия (348), СССР	Ксантофиллоид β. Каротин α и α_1. Ксантокаротин. Антохлор	0,3601	Корень розово-оранжевый. В коре и древесине розовые и оранжевые кристаллы, желтые и оранжевые пластиды
29	Длинная красная (313), США	Те же пигменты, что и у предыдущего сорта	0,2594	Корень красно-оранжевый. В коре и древесине оранжевые и розовые кристаллы, желтые пластиды и лейкопласты
30	Каротель (582), Англия	Ксантофиллоид β. Каротин α_1. Антохлор	0,4682	Корень оранжево-желтый. В коре и древесине оранжевые и желтые пластиды, редко оранжевые кристаллы

Как известно, желтые пигменты, обозначаемые сборным названием антохлора, относятся к группе флавонов и флавонолов, близко стоящих к окрашенным компонентам антоцианинов. Поэтому представляется весьма вероятным, что желтые водорастворимые пигменты, встречающиеся в корнях моркови, являются первой ступенью в синтезе антоцианинов. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что в корнях, содержащих антоцианин, всегда присутствуют и желтые пигменты типа антохлора.

Образование антоцианинов у моркови вообще сравнительно не частое явление, свойственное лишь немногим сортам; так, из исследованных нами 30 сортов антоцианин обнаружен только у 10 сортов. Поэтому в окраске корней преобладающее значение приобретают антохлор и каротиноиды, придавая желтые, оранжевые и красно-оранжевые тона. Как видно из описания, число выделенных нами каротиноидов значительно меньше числа содержащих их сортов. Мы не нашли ни одного сорта, который не содержал бы каротиноидов; поэтому понятно, что один и тот же каротиноид встречается у разных сортов. Общая закономерность, которая весьма ясно выступает при сравнении разных сортов, выражается в том, что по мере увеличения количества пигментов и усиления окраски корня увеличивается и число каротиноидов. Это явление проще всего можно объяснить, если допустить, что процесс образования каротиноидов проходит через ряд этапов, характеризующихся синтезом определенных пигментов. Из данных, приведенных в таблице, видно, что увеличение количества пигментов сопровождается появлением не содержащих кислорода пигментов типа каротина и ликопина. Если допустить, что исходным пигментом является каротиноид, найденный нами у дикой моркови, то дальнейшие этапы образования других каротиноидов можно представить как цепь реакций, идущих в двух основных направлениях: 1) в сторону образования ксантофилла и ксантофиллоидов с введением в молекулу кислорода; 2) в сторону увеличения количества двойных связей между атомами углерода путем отнятия водорода, что должно привести к более ярко окрашенным пигментам типа каротина и ликопина.

Множественность пигментов в одном и том же корне получается оттого, что в разных тканях корня и даже в клетках одной и той же ткани синтез каротиноидов приостанавливается на разных этапах. Это подтверждается данными анатомического исследования. У сортов с большим количеством пигментов при микроскопическом исследовании обнаруживаются различно окрашенные пластиды, желтые и оранжевые, а также кристаллы каротиноидов. Такая картина ясно указывает, что уже тонкие физиологические различия в состоянии клеток оказывают существенное влияние на превращения каротиноидов.

В старой работе одного из нас (Любименко, 1916) указывалось, что при превращении хлоропластов в хромопласты в листьях и плодах замещающие хлорофилл каротиноиды принадлежат к производным ликопина и родоксантина; среди них, при всем огромном разнообразии форм, никогда не встречается типичный каротин. Каротин, присутствующий в хлоропластах вместе с зелеными хлорофиллинами, разрушается также вместе с зелеными пигментами при превращении хлоропластов в хромопласты; пигменты последних синтезируются заново из исходного бесцветного вещества. Это легко доказать, если недозрелые томаты затемнить, помещая их в черные бумажные мешочки; плоды в отсутствии света сначала теряют весь хлорофилл и становятся совершенно белыми; затем к моменту созревания в бесцветных пластидах начинают формироваться ликопиноиды, и плоды краснеют.

Хромопласты корня моркови, таким образом, резко выделялись своей способностью синтезировать типичный каротин.

Можно было предполагать, что образование каротина в данном случае происходит потому, что в корнях моркови задерживается синтез хлорофилла на первой ступени формирования каротиноидов. Открытие нами ликопиноидов у индийских, японских и турецких сортов показывает, однако, что корням моркови свойственна способность синтезировать и пигменты типа ликопина. Таким образом в физиологическом отношении нет принципиальной разницы между тканью корня и плода, по крайней мере в отношении синтеза каротиноидов.

На основании изложенных соображений мы должны представить себе, что потенциально в корне моркови могут образоваться все выделенные нами пигменты. В таком случае различие в окраске будет обусловливаться той ступенью, на которой приостанавливается последовательное превращение каротиноидов. С этой точки зрения наше распределение исследованных сортов по большей или меньшей сложности системы каротиноидов обнаруживает весьма тесную связь с географическим происхождением сортов.

Здесь чрезвычайно ясно намечается разграничение между азиатскими и европейскими сортами. Наиболее близки к дикой моркови азиатские сорта I группы, содержащие только первичный каротиноид, к которому присоединяется антохлор и антоцианин. Это наиболее примитивная группа по системе каротиноидов.

Следующая группа также слагается из азиатских сортов, которые содержат ксантофиллоид α; он близко стоит к первичному каротиноиду и может рассматриваться как производная форма от последнего. В этой группе встречаются сорта с обильным отложением антоцианина.

Третья группа, включающая азиатские сорта, характеризуется присутствием ксантофиллоида β, также близко стоящего к первичному каротиноиду; в этой группе, однако, мы находим сорта со сложной системой каротиноидов, в которой наряду с каротином встречаются также ликопиноиды. Сюда относятся сорта с большим количеством пигментов, достигающим у японского сорта до 0,4% на сухой вес.

Характерной особенностью азиатских сортов является относительная бедность их каротином: из 16 сортов каротин и то не в типичной форме найден только у 4 сортов.

Наконец, четвертая группа, также содержащая ксантофиллоид β, включает европейские и американские сорта. По наличию этого пигмента она примыкает к третьей группе азиатских сортов, но хорошо отличается от последней наличием каротина в его типичной форме; из относящихся сюда 12 сортов у 8 сортов присутствует каротин. Кроме того, эта группа сортов характеризуется почти полным отсутствием антоцианина.

Таким образом азиатские сорта мы можем характеризовать как группу сортов, у которых в образовании пигментов ясно выражено направление в сторону синтеза антоциана и ликопина; напротив, европейские сорта характеризуются каротинным направлением, это настоящие каротинные сорта.

Принимая во внимание, что у целого ряда культурных сортов мы встречаем тот же первичный каротиноид, который мы нашли у дикой моркови, указанное отличие между азиатскими и европейскими сортами можно приписать физиологическому отличию тех рас дикой моркови, от которых были выведены культурные сорта. В этом отношении чрезвычайно интересно то обстоятельство, что дикая азиатская морковь оказалась отличной по характеру первичного каротиноида от европейской. Поэтому дальнейшее изучение дикой моркови должно дать более полные данные о происхождении культурных сортов разных стран.

Заключение

Изложенные выше данные показывают, что окраска корней моркови является хорошим расовым признаком, который наряду с другими признаками может применяться для характеристики сортов. Анализ системы каротиноидов, встречающихся в корнях, дает основание к заключению, что выведенные в культуре сорта произошли от разных рас дикой моркови. Наблюдающееся у культурных сортов усиление окраски корня за счет накопления антохлора, антоцианина и каротиноидов можно приписать физиологическому изменению внутриклеточного режима под влиянием усиления концентрации растворимых углеводов. В одних случаях это повело к значительному накоплению антоцианина при малом содержании каротиноидов, в других, наоборот, к преимущественному накоплению каротиноидов при малом содержании антоцианина; наконец, в некоторых случаях при обильном накоплении антоцианина наблюдается не менее обильное накопление каротиноидов.

Основные выводы, которые вытекают из данных анализа пигментов, окрашивающих корни моркови у разных сортов, можно формулировать следующим образом.

1. В окраске корней моркови принимают участие хлорофилл, антохлор, антоцианин и каротиноиды тина ксантофилла, каротина и ликопина.

2. Вариации в густоте тона окраски и ее оттенков обусловливаются общим количеством пигментов и различными сочетаниями представителей указанных групп пигментов.

3. Наименее характерным в качестве расового признака является присутствие хлорофилла, накопление которого обусловливается освещенностью тканей корня, вследствие чего этот пигмент сосредоточивается главным образом в головке корня.

4. Более существенное значение для расовой характеристики имеет наличность в ткани корня антохлора, антоцианина и каротиноидов. Эти пигменты окрашивают весь корень, сосредоточиваясь преимущественно в тканях коровой его части.

5. Увеличение количества каротиноидов сопровождается обычно и увеличением числа представителей этой группы пигментов в ткани корня одного и того же сорта. В разных тканях и даже в разных клетках корня синтез каротиноидов нриостаиавливается на разных ступенях, характеризующихся разными пигментами.

6. Из исследованных 28 сортов культурной моркови сорта азиатского происхождения характеризуются способностью накоплять в большом количестве антоцианин и каротиноиды тина ликопина; напротив, сорта европейские очень мало содержат антоцианина, а в системе каротиноидов типичным для них является каротин. Эта характеристика относится ко всей совокупности сортов, так как в каждой группе мы находим сорта богатые и бедные пигментами, с простой и сложной системой каротиноидов.

7. По характеру каротиноидов все исследованные сорта легко распределяются в 4 группы, из них 3 группы составляют азиатские сорта, а одну — европейские и американские.

8. Первая группа азиатских сортов заключает только один коротиноид, идентичный с каротиноидом, находящимся в корнях дикой моркови; вторая группа содержит также один каротиноид типа ксантофилла (ксантофиллоид α), который можно рассматривать как ближайшую производную форму от каротиноида дикой моркови. Третья группа тоже заключает один каротиноид типа ксантофилла, являющийся небольшой модификацией пигмента второй группы (ксантофиллоид β); к нему у сортов, богатых иигментами, присоединяются ликопиноиды и каротин.

У четвертой группы, включающей европейские и американские сорта, также присутствует ксантофиллоид β, к которому у сортов, богатых пигментами, присоединяются каротины, тогда как ликопиноиды совершенно отсутствуют.

9. Нахождение первичного каротиноида, свойственного дикой моркови, в корнях культурпых сортов дает основание предполагать, что культурные сорта выведены из разных рас дикой моркови, чем и объясняется различие в системе каротиноидов между азиатскими и европейскими сортами. Исследованные две расы дикой моркови, азиатская и европейская, хотя и заключают один и тот же первичный каротиноид, но в разных модификациях.

10. Первичным толчком к накоплению пигментов в корнях культурных сортов моркови следует считать изменение углеводного обмена, приведшее к значительному повышению концентрации растворимых углеводов. Избыток сахаров, повидимому, изменяет внутриклеточные физиологические соотношения в сторону благоприятную как для синтеза антоцианинов, так и для синтеза каротиноидов.

11. Для правильной оценки окраски корня как диагностического признака расы, необходимо учитывать все отдельные пигменты, входящие в состав пигментной системы, как количественно, так и качественно.

12. Для правильного решения вопроса о происхождении разных отдельных сортов моркови необходимо систематическое изучение разных рас дикой моркови, отличающихся по своему ареалу географического распространения. Данные анализов пигментов у исследованных сортов дают основание предполагать, что европейские и азиатские сорта представляют две различные филогенетические ветви.

Литература

Escher U. Zur Kenntnis des Carotins und des Lycopins. Zürich. 1909. — Любименко В. Н. О превращеииях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. Акад. Наук, 33, 1916. — Любименко В. Н., Щеглова О А. и Чернышева Е. В. О пигментах корня моркови. Изв. Главн. Бот. Сада, 29, №№ 1—2, стр. 48—58, 1930. — Lederer E. Les carotinoides des plantes. Actualités scientif. et industr., № 137. Exposés de chimie biologique. Paris; 82 pp., 1934. Со списком новейшей химической литературы по каротиноидам.

V. N. LUBIMENKO, E. D. BOUSLOVA et N. J. EFIMOVA

La couleur de la racine comme caractère diagnostique des variétés de la carotte

En étudiant 28 variétés de la carotte provenant de divers pays et cultivées ensemble aux environs de Kharkoff, les auteurs ont isolé de leurs racines de l'anthochlore, de l'anthocyanine (tous les deux dissouts dans le suc cellulaire), de la chlorophylle, deux modifications de la carotine typique, deux lycopinoïdes et 5 carotinoïdes différentes caractérisées par leur spectres d'absorption et leur diverse solubilité dans les dissolvants neutres ainsi que dans les acides acétique et formique.

Deux carotinoïdes spécifiques ont été isolées en petite quantité des racines de deux variétés de la carotte sauvage, l'une provenant de l'Asie et l'autre de l'Europe.

Suivant les pigments contenus dans leurs racines 28 variétés de la carotte cultivée peuvent être divisées en quatre séries dont l'une est composée des variétés européennes et americaines, tandis que les trois autres renferment les variétés provenant de l'Asie.

La première série des variétés asiatiques (4 variétés) est caractérisée par la présence d'une seule carotinoïde, identique à la carotinoïde de la variété sauvage asiatique. La seconde série (5 variétés) renferme aussi une seule carotinoïde (xanthophylloïde α) qu'on peut considérer comme un derivé de la carotinoïde précédante. La troisième série (7 variétés) se caractérise par la présence de la xanthophylloïde β, très proche de la xanthophylloïde α et accompagnée chez les variétés riches en pigments par des lycopinoïdes et de la carotine.

Les variétés asiatiques se caractérisent dans leur ensemble par leur richesse en anthocyanine et en lycopinoïdes.

La quatrième série (12 variétés) renferme aussi la xanthophylloïde β accompagnée chez les variétés riches en pigments par les carotines typiques.

On peut supposer, d'après les données des analyses des pigments, que les variétés européennes et asiatiques de la carotte cultivée forment

deux groupes phylètiques différents, l'un provenant de la carotte sauvage de l'Europe et l'autre de celle de l'Asie.

Malgré les variations quantitatives individuelles, la quantité des pigments ainsi que leur qualité peuvent servir à la diagnostique des diverses variétés de la carotte cultivée aussi bien que les autres caractères héréditaires.

Il est très probable que la formation et l'accumulation abondante de l'anthocyanine et des carotinoïdes dans les racines de la carotte cultivée est une des conséquences de l'augmentation de quantité des substances hydrocarbonnées et de leur concentration, ce qui a changé les conditions physiologiques intracellulaires dans les tissus des racines.

Enfin il est intéressant de remarquer que des 28 variétés étudiées la carotine typique a éte trouvée chez 11 variétés seulement, dont 4 appartiennent au groupe des variétés asiatiques et 7 aux variétés européennes. Les variétés les plus riches en carotine typique sont: la variété de Nante, celle de Valérie, celle de longue rouge et celle de carotelle. Toutes ces variétés appartiennent au groupe des variétés européennes.

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

О. П. ПРОТОДЬЯКОНОВ и А. М. МАНСУРОВ

Влияние азота на кислотообразующую способность гриба Aspergillus niger

(Получено 20/X 1935)

Еще академиком Костычевым было подмечено, что старая пленка *Aspergillus niger*, утратившая уже свою активность кислотообразования, может иногда восстанавливаться при прибавлении селитры в бродильный раствор сахара.

Примеры вспышки угасшей активности гриба от прибавления азота не являются противоречием „белковой теории“ образования лимонной кислоты по Костычеву (Сотников, 1). Согласно разъяснению Костычева лимонная кислота может образовываться и в присутствии азота, но при условии минимума какой-либо соли в питательном растворе. Селитра же давалась всегда в чистый раствор сахара без солей.

По мнению Костычева селитра в этих условиях является только стимулятором образования лимонной кислоты.

Несколько позднее Бернгауер (Bernhauer, 2) нашел, что прибавление азотнокислого аммония во „вторую культурную жидкость“ увеличивает образование лимонной кислоты даже у мало активных штаммов. Он считает, что интенсивное накопление лимонной кислоты грибом идет только в момент потребления или превращения азота, т. е. считает, что даваемый им азот в чистый раствор сахара служит как источник питания для гриба, а не как стимулятор. Достаточное внимание этому вопросу уделяет проф. В. С. Буткевич (3). В его работах имеются указания, что от прибавления азота в форме солей NO_3 в бродильную жидкость наблюдаются увеличения выходов лимонной кислоты.

В более поздней работе проф. Буткевич (4), не отрицая важности присутствия в сахарном растворе аниона NO_3, придает такую же роль катионам Mg и K и первоначальной величине pH бродильного раствора.

Сотников[1] пришел к выводу, что увеличение выходов лимонной кислоты от прибавления азота в бродильный раствор идет наиболее интенсивно только в том случае, если в раствор сахара дан окисленный азот и связанный с азотом магний; он утверждает, что накопление лимонной кислоты идет в период усвоения азота грибом. По приведенной работе можно заключить, что влияние $Mg(NO_3)_2$ на кислотообразующую способность гриба проявляется только у весьма немногих штаммов.

---

[1] Сотников, l. c.

При беглом обзоре небольшой части работ названных исследователей нетрудно видеть, что согласно данным исследований прибавление в раствор сахара азота увеличивает активность гриба к кислотообразованию. Относительно действия селитры существенных расхождений во мнениях нет. Различаются у каждого автора только катионы.

Зато мнения авторов относительно роли азота в обмене веществ различны. Костычев видит в этом азоте только стимулятор, Бернгауер предполагает, что этот азот возможно служит грибу питательным веществом, Сотников делает окончательный вывод, что этот азот является исключительно питательным веществом для гриба и видит в своих выводах противоречие утверждениям ак. Костычева.

Причииа противоречий во взглядах авторов на роль азота в бродильной смеси гриба *Aspergillus niger* несомненно кроется в отсутствии достаточного экспериментального материала. Между тем выяснение значения азота в бродильной смеси имело бы не малый практический и теоретический интерес. В первом случае имелся бы метод максимального использования возможности гриба образовывать кислоту из сахара, во втором случае разрешение этого вопроса явилось бы материалом для понимания химизма процесса превращения сахара в лнмоиную кислоту—процесса, до сих пор еше в сущности мало разъясненного, несмотря на ряд гипотез, предложенных многими исследователями.

При сравнении материалов работ нашей лаборатории было обнаружено, что наши выводы несколько не совпадают со взглядами указанных авторов.

Для того, чтобы внести некоторую ясность в вопрос о значении прибавления азота в бродильный раствор для активности штамма, нами были предприняты более иодробные исследования, изложение результатов которых и является предметом настоящей статьи.

Нашу работу мы начали с выяснения различия в действии солей азотной кислоты на кислотообразующую способность гриба. Для исследования нами был взят $Mg(NO_3)_2$ (по Сотникову) и NH_4NO_3, давший у Бернгауера лучшие результаты. Кроме этих солей были внесены нами $Ca(NO_3)_2$ и азотная кислота (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Источник азота в бродильном растворе	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от всего сахара, взятого на рост н брожение	Примечание
$Mg(NO_3)_2$ . . .	25,6 25,5	25,55	4,3	63,9	71,5	51,1	Штамм № 6
$Ca(NO_3)_2$ . . .	26,5 26,4	26,45	3,2	66,1	71,9	52,9	
NH_4NO_3 . . .	25,2 26,4	25,8	3,35	64,5	70,4	51,6	
HNO_3 . . .	27,0 26,5	26,7	2,9	66,8	72,0	53,4	
Контроль без солей . . .	16,6 12,7	14,65	13,9	36,6	56,1	29,3	

Техника постановки опыта была та, которая принята нашей лабораторией. Колбы Эрленмейера емкостью в 1 л. Питательная смесь в количестве 200 см³ на колбу. Рост 2 суток. Через 2 суток питательная смесь сменяется чистым раствором сахара, в котором кислотообразование продолжается 6—7 суток. Температура роста и кислотообразования гриба 32°.

В бродильный раствор сахара прибавлены соли, указанные выше.

Штаммы, отличающиеся большой активностью, взяты из музея культур лаборатории.

Данные опыта заставляют думать, что взятые нами для сравнения соли и азотная кислота одинаково влияют на кислотообразующую способность гриба. Почти нет разницы в использовании грибом сахара. Коэфициент использования сахара грибом в растворах, содержащих азот, значительно выше, чем в контролях (без азота).

Конечные выхода кислоты оказались одинаковыми, но можно было ожидать, что кривая скорости накопления кислоты из-за различия взятых катионов будет различна.

С этой целью в следующем опыте (табл. 2) мы определяли ежедневно прирост кислоты. Для выявления специфического значения иона Mg в опыт был введен сернокислый магний.

ТАБЛИЦА 2

Источник азота в бродильном растворе	% кислоты на 4-е сутки	% кислоты на 5-е сутки	% кислоты на 6-е сутки	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на рост и брожение	Примечание
$Mg(NO_3)_2$ . .	10,8 10,9	12,6 12,7	13,3 13,7	26,0 26,3	26,15	3,17	65,7	71,6	52,3	Штамм № 6
$Ca(NO_3)_2$ . .	11,8 11,7	13,1 13,1	13,7 13,5	26,3 26,0	26,15	2,7	65,7	70,1	52,3	
NH_4NO_3 . .	12,0 11,5	13,1 12,7	13,5 13,3	25,3 24,9	21,5	2,06	62,8	66,2	50,2	
HNO_3 . . .	12,1 12,1	13,2 13,3	13,7 13,9	26,0 25,8	25,9	2,1	64,8	60,9	51,8	
$MgSO_4$ . . .	6,2 6,2	7,0 7,2	8,0 7,7	15,2 14,9	15,05	13,9	37,6	57,7	30,1	
Контроль без солей . . .	6,7 6,2	7,8 6,8	8,2 2,6	16,4 14,6	15,5	13,3	38,8	58,1	31,0	

Действие взятых солей азотной кислоты, как видно по данным опыта (табл. 2), одинаково по скорости накопления кислоты пленкой гриба, поэтому можно предполагать, что катионы Mg, Ca, NH_4, H при взятых нами условиях и штамме не играли роли в химизме образования кислоты.

Некоторым подтверждением этого предположения может служить пример полного отсутствия влияния на выход кислоты Mg, связанного с анионом SO_4 (контроль 15,5 г на колбу, с добавлением $MgSO_4$ 15,05г). Те же результаты можно видеть и на опыте с другими штаммами (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Источник азота в бродильном растворе	Опыт 1				Опыт 2			
	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара
Контроль без азота . . .	18,2 16,8	17,5	12,9	64,6	12,1 11,0	11,55	13,0	42,8
$Mg(NO_3)_2$ . .	26,6 26,4	26,5	4,1	73,8	20,4 20,5	20,45	4,2	57,1
$Ca(NO_3)_2$ . .	27,2 26,7	26,95	3,6	74,0	23,4 24,1	23,75	4,2	66,3
NH_4NO_3 . . .	27,0 26,6	26,8	3,25	72,9	23,4 22,5	22,95	3,2	62,3
HNO_3	27,3 26,9	27,1	3,1	73,5	23,5 23,5	23,5	2,6	62,8
$MgSO_4$ . . .					10,4 11,3	10,85	13,6	41,1

Все опыты с прибавлением солей азотной кислоты, только часть которых приведена нами в таблицах, указывают, что при взятых нами штаммах и условиях проведения опыта отсутствует влияние названных катионов на скорость образования и конечный выход кислот. Увеличение выхода кислоты зависит, повидимому, только от аниона NO_3, добавленного в бродильный раствор.

В дальнейших изысканиях необходимо было установить зависимость между увеличением кислотообразования и количеством азота, тем более, что ряд наблюдений (не приведенных в статье) заставлял предполагать существование такой зависимости.

Азот был дан в бродильную жидкость по расчету на площадь грибной пленки, а не на объем бродильной жидкости, как делалось нами в прежних работах (3).

Для опыта были взяты следующие дозировки: 130, 65, 25, 10 мг азота в виде солей $Ca(NO_3)_2$ и $Mg(NO_3)_2$ и азотной кислоты на 1 дм^2 площади гриба.

Как контроль были поставлены колбы, в которых гриб выращивался на питательной смеси с различным содержанием сахара.

Данные опыта (табл. 4) еще раз подчеркивают однородность действия катионов Ca и Mg.

Кроме того выяснилось, что в образовании грибом лимонной кислоты играет существенное значение количество азота. Оптимум кислотообразования находится приблизительно около 60 мг азота на 1 дм^2 площади гриба. По окончании опыта были определены количественно побочные кислоты — глюконовая и щавелевая. Оказалось, что несмотря на предоставление грибу при кислотообразовании $Ca(NO_3)_2$, $Mg(NO_3)_2$ и азотной кислоты количество накопленных грибом побочных кислот приблизительно одно и то же. Это обстоятельство, наряду с выявленным ранее (табл. 2) одинаковым характером кривой скорости накопления кислот, дает уверенность в правильности предположения об одинаковом характере влияния взятых солей и азотной кислоты на активность гриба.

В дальнейшем мы более тщательно изучили значение для активности гриба точной дозировки азота в бродильной жидкости.

ТАБЛИЦА 4

% концентрации сахара в питательной среде	Источник азота в бродильном растворе	Количество лимонной кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Среднее количество щавелевой кислоты на колбу в г	Среднее количество глюконовой кислоты на колбу в г
20	$Ca(NO_3)_2$ 65 мг	25,2 26,2	25,7	0,36	1,5
5	» » »	23,0 23,4	23,2	0,66	1,6
»	» 130 »	20,0 19,5	19,8	1,02	0,62
»	» 25 »	19,6 17,6	18,6	0,64	0,38
»	» 10 »	14,8 14,3	14,6	0,8	1,16
20	$Mg(NO_3)_2$ 65 мг	24,8 24,8	24,8	0,76	1,08
5	» » »	19,5 20,0	19,8	1,06	1,36
20	HNO_3 65 мг	21,5 20,2	20,9	—	1,14
5	» » »	19,1 19,1	19,1	0,46	1,04
»	» 25 »	12,5 12,3	12,4	0,8	1,22
»	» 10 »	17,2 16,8	17,0	0,35	1,25
20	Без азота	16,4 16,4	16,4	0,65	1,08
5	Контроль	13,5 13,5	13,5	0,64	0,84

ТАБЛИЦА 5

Количество азота, прибавленного к бродильному раствору в виде $Ca(NO_3)_2$, в мг	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от всего сахара, взятого на рост и брожение
Контроль	17,0 16,2	16,6	41,5	33,2
16,5 мг N	19,4 19,6	19,5	48,8	39,0
33 » »	21,9 21,9	21,9	54,8	43,8
66 » »	24,5 25,5	25,0	62,5	50,0
132 » »	20,1 20,9	20,5	51,3	41,0
170 » »	16,4 16,2	16,3	40,8	32,6

ТАБЛИЦА 6

Количество мг азота, прибавленного к бродильной среде в виде соли $Ca(No_3)_2$	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение
Контроль: 20% раств. сахара	16,4 16,7	16,55	12,8	60,8	41,4
50 мг N	26,0 25,5	25,75	4,7	71,9	64,4
55 „ „	25,8 26,3	26,05			65,1
60 „ „	26,5 25,9	26,2			65,5
65 „ „	26,0 26,0	26,0			65,[illegible]
70 „ „	26,0 26,3	26,15	3,4	71,5	65,4
75 „ „	25,8 26,3	26,05			65,1
80 „ „	25,7 25,4	25,55	3,4	69,8	63,9
85 „ „	25,6 25,8	25,7			64,3
90 „ „	26,0 25,1	25,55			63,9
95 „ „	25,6 25,0	25,3			63,3
100 „ „	25.0 25,1	25,05			65,1
105 „ „	24,7 24,8	24,75	3,2	67,3	61,9
110 „ „	24.1 24,3	24,2			60,5
115 „ „	24,2 23,4	23,8			59,5
120 „ „	22,3 25,1	23,7			59,3
125 „ „	22,5 22,7	22,6			56,5
130 „ „	22,7 22,2	22,45	2,4	60,0	56,4

ТАБЛИЦА 7

Количество мг азота, прибавленного к бродильной среде в виде $Ca(NO_8)_2$ и HNO_8	Промежуточное титрование (в % кислоты)				Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара
	На 3-и сутки брожения	На 4-е сутки брожения	На 5-е сутки брожения	На 6-е сутки брожения					
Контроль	4,3 4,3	5,1 5,1	5,8 5,7	6,6 6,4	13,0 12,6	12,8	32,0	14,5	50,2
$Ca(No_8)_2$ 10 мг N	6,2 6,2	7,5 7,5	8,2 8,3	9,0 9,1	17,7 18,0	17,85	44,6	11,4	62,4
„ 25 „ „	7,5 7,5	9,1 9,1	10,2 10,3	10,8 11,0	21,6 21,7	21,65			
„ 50 „ „	8,6 8,9	10,0 10,8	12,2 12,3	12,8 12,8	25,2 24,8	25,0			
„ 65 „ „	9,1 9,2	11,7 11,7	13,0 13,0	13,7 13,7	26,8 26,8	26,8			
„ 70 „ „	9,5 9,5	11,9 11,9	13,4 13,3	13,8 13,8	27,0 26,9	26,95	67,4	2,5	71,9
„ 80 „ „	9,6 9,6	11,9 12,1	13,1 13,4	13,3 13,5	26,1 26,3	26,2			
„ 100 „ „	9,6 9,4	11,9 12,1	13,0 13,0	13,1 13,0	26,0 25,6	25,8			
„ 130 „ „	9,0 9,1	11,0 10,1	12,0 12,0	11,8 11,5	22,5 22,6	22,55	56,4	2,5	59,8
HNO_8 5 мг N	6,5 6,0	7,6 7,1	8,4 8,0	9,2 8,5	17,9 17,2	17,55			
„ 10 „ „	6,5 6,4	8,0 7,5	8,9 8,5	9,8 9,5	19,1 18,3	18,7	46,7	10,5	63,4
„ 15 „ „	7,1 6,9	8,7 8,3	9,8 9,6	10,6 10,5	20,7 20,3	20,5			
„ 20 „ „	7,4 7,2	8,9 8,9	9,9 9,9	10,9 10,8	21,1 20,7	20,9			
„ 25 „ „	7,5 7,5	9,2 8,9	10,5 10,1	11,3 10,9	21,9 21,1	21,5			
„ 50 „ „	9,2 9,1	11,4 11,4	13,0 12,8	13,6 13,4	26,5 25,7	26,1			
„ 65 „ „	9,8 9,9	12,2 12,3	13,5 13,4	14,1 13,9	26,9 25,8	26,35			

ТАБЛИЦА 7 (Продолжение)

Количество мг азота, прибавленного к бродильной среде в виде $Ca(NO_3)_2$ и HNO_3	Промежуточное титрование в % кислоты:				Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	Остаток сахара на колбу в г.	% кислоты от истраченного сахара
	На 3-и сутки брожения	На 4-е сутки брожения	На 5-е сутки брожения	На 6-е сутки брожения					
HNO_3 70 *мг* N	9,8 9,8	12,1 11,9	13,3 13,1	13,8 13,6	25,9 25,5	25,7	64,3	2,4	68,5
„ 80 „ „	9,9 9,8	12,1 11,9	13,2 13,2	13,6 13,4	25,5 25,4	25,45			
„ 100 „ „	9,3 9,3	11,4 11,7	12,3 12,4	12,3 12,6	22,6 23,6	23,1			
„ 130 „ „	7,9 7,9	9,6 9,4	10,4 10,2	10,2 10,0	18,8 18,5	18,65	46,6	2,0	49,1

Ориентировочный опыт (табл. 5) с прибавкой азота в количествах от 16 до 170 мг на дм^2 площади гриба показал, что оптимум выхода кислоты наступает тогда, когда азота в бродильной жидкости дано около 66 мг.

Более подробное исследование показало, что как для $Ca(NO_3)_2$, так и для HNO_3 оптимум выхода лимонной кислоты лежит в тех же пределах наличия азота, именно 65—70 мг (табл. 6 и 7).

Эти же данные говорят об отсутствии значения первоначального pH бродильного раствора. Были проведены специальные опыты, в которых обращено было главное внимание на значение pH бродильного раствора.

Для опыта были взяты соли $Ca(NO_3)_2$, $Mg(NO_3)_2$, NH_4NO_3 и азотная кислота. $Ca(NO_3)_2$ был дан в смеси с азотной кислотой в количествах $^1/_3$, $^1/_2$, $^2/_3$ для получения резких градаций pH. Кроме того была произведена вторая смена с прибавкой прежнего состава солей (табл. 8).

В следующем опыте была взята только одна соль $Ca(NO_3)_2$, и к ней была добавлена азотная кислота в количествах, отличающихся от каждой пары колб на 5%; соответственно увеличению азотной кислоты убавлялось $Ca(NO_3)_2$ с таким расчетом, чтобы в сумме на 1 дм^2 площади гриба было 70 мг азота (наш оптимум). В опыте было произведено определение кислотности раствора по дням (табл. 9).

Выводы из данных этого опыта очевидны.

Подводя итог этой серии опытов, можно считать, что увеличение активности гриба вызывается прибавлением в раствор сахара азота в виде нитратов. Катионы NH_4, Ca, Mg, H не имеют никакого значения. Характер кривой накопления кислот при применении указанных солей один и тот же. Первоначальные pH бродильной смеси не отражаются во взятых нами пределах на кислотообразовании. На активность влияет лишь количество азота в сахарном растворе. Оптимум для наших штаммов лежит около 70 мг на 1 дм^2 площади

ТАБЛИЦА 8

После смены питательного раствора	1-й бродильный раствор						2-й бродильный раствор				
Источник азота в питательном растворе	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от сахара, данного на рост и брожение	% кислоты от истраченного сахара	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от всего сахара	% кислоты от истраченного сахара
Контроль (без азота)	11,2 12,7	12,0	14,8	29,9	23,9	47,6	7,5 7,4	7,5	23,2	18,8	44,6
$Ca(NO_3)_2$	24,2 26,3	25,3	4,0	63,2	50,5	70,3	18,6 17,3	18,0	9,5	45,0	59,0
$^2/_3Ca(NO_3)_2+^1/_3HNO_3$	26,2 24,1	25,2		62,9	50,3		17,9 18,0	18,0		45,0	
$^1/_2Ca(NO_3)_2+^1/_2HNO_3$	25,7 24,4	25,1		62,7	50,1		19,1 18,1	18,6		46,5	
$^1/_3Ca(NO_3)_2+^2/_3HNO_3$	25,2 24,4	24,9		62,3	49,8		18,2 18,4	18,3		45,8	
HNO_3	24,3 24,1	24,2	3,4	60,6	43,3	66,1	17,4 18,3	17,9	8,7	44,8	57,2
$Mg(NO_3)_2$	25,4 25,3	25,4	4,0	63,4	50,7	70,6	19,0 17,5	18,3	9,4	45,8	59,8
NH_4NO_3	24,4 24,8	24,6	3,0	61,8	49,2	66,5	16,8 17,4	17,1	9,1	42,8	55,3

ТАБЛИЦА 9

Источник азота в бродильном растворе	pH раствора	Промежуточное титрование в % кислоты: На 4-е сутки брожения	Промежуточное титрование в % кислоты: На 5-е сутки брожения	Промежуточное титрование в % кислоты: На 6-е сутки брожения	Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от всего сахара
$Ca(NO_3)_2$ 100%	5,80	9,9 11,5	11,2 12,8	11,6 13,3	23,9	59,8	47,8
$Ca(NO_3)_2$ 95%+HNO_3 5%	—	11,2 11,1	12,6 12,4	13,2 13,0	25,4	63,5	50,8
$Ca(NO_3)_2$ 90%+HNO_3 10%	2,65	10,5 11,0	11,9 12,4	12,6 13,0	24,5	61.3	49,0
$Ca(NO_3)_2$ 85%+HNO_3 15%	—	10,5 10,5	12,4 11,9	13,0 12,6	24,6	61,5	49,2
$Ca(NO_3)_2$ 80%+HNO_3 20%	2,34	10,7 10,5	12,1 12,0	12,8 12,5	24,5	61,3	49,0
$Ca(NO_3)_2$ 75%+HNO_3 25%	—	10.5 9,8	12,1 11,4	12,6 11,9	23,8	59,5	47,6
$Ca(NO_3)_2$ 70%+HNO_3 30%	2,24	10,5 9,8	11,7 11,3	12,6 11,9	23,6	59,0	47,2
$Ca(NO_3)_2$ 65%+HNO_3 35%	—	10,5 9,4	12,2 10,7	13,0 13,0	25,2	63,0	50,4
$Ca(NO_3)_2$ 60%+HNO_3 40%	2,16	10,7 10,2	12,2 11,7	13,0 12,2	24,4	61,0	48,8
$Ca(NO_3)_2$ 55%+HNO_3 45%	—	11,0 11,9	12,4 11,6	13,1 12,4	24,3	60,8	48,6
$Ca(NO_3)_2$ 50%+HNO_3 50%	2,11	11,0 9,5	12.1 10,2	12,7 —	23.3	58,3	46,6
$Ca(NO_3)_2$ 45%+HNO_3 55%	—	11,0 10,3	12,4 11,7	13 0 12,2	24,0	60,0	48,0
$Ca(NO_3)_2$ 40%+HNO_3 60%	—	10,9 11,4	12,3 12,4	13,0 13,0	24,8	62,0	49,
$Ca(NO_3)_2$ 35%+HNO_3 65%	—	10,2 10,7	11,5 12,3	11,9 12,8	23,7	59,3	47,4
$Ca(NO_3)_2$ 30%+HNO_3 70%	2,08	10,9 10,7	12,5 12,4	13,0 12,9	25,1	62,8	50,2
$Ca(NO_3)_2$ 25%+HNO_3 75%	—	11,4 10,2	12,7 11,6	13,5 12,1	24,5	61,3	49,0
$Ca(NO_3)_2$ 20%+HNO_3 80%	2,05	10,7 11,0	12,1 12,4	12,6 13,3	25,05	62,6	50,1

ТАБЛИЦА 9

(Продолжение)

Источник азота в бродильном растворе	pH раствора	Промежуточное титрование в % кислоты			Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от всего сахара
		На 4-е сутки брожения	На 5-е сутки брожения	На 6-е сутки брожения			
$Ca(NO_3)_2$ 15%+HNO_3 85%	—	10,7 11,2	11,9 12,4	12,6 13,0	24,35	60,9	48,6
$Ca(NO_3)_2$ 10%+HNO_3 90%	2,05	10,9 10,4	12,3 11,7	13,0 12,4	24,3	60,8	48,7
$Ca(NO_3)_2$ 5%+HNO_3 95%	—	11,2 11,0	12,8 12,6	13,2 13,1	25,35	63,4	50,7
HNO_3 100%	2,01	11,2 11,0	12,9 12,4	13,3 12,9	25,35	63,4	50,7
Контроль 20% раствора сахара без солей		4,9 4,8	5,6 5,4	6,1 6,1	11,6	29,0	23,8

грибной пленки, и увеличение дозировок азота вызывает уже угнетение кислотообразующей способности гриба.

Но было бы преждевременно утверждать, что этот оптимум (в 70 мг) для всех солей и штаммов один и тот же. Мы предполагаем, что несомненно могут встретиться штаммы, у которых оптимум будет другой и возможно для разных солей различный.

Было бы ошибкой думать, что только азот нитратов способен увеличить кислотообразующую способность гриба.

Наши последующие опыты показали, что стимулирующее действие на выходы кислот может оказать и восстановленный азот (см. табл. 10, 11, 12 и 13).

Мы указывали ранее, что катион в деле повышения активности гриба не имеет значения, но это положение остается в силе по отношению к Ca, Mg, NH_4, H. Что же касается катионов K и Na, взятых нами для опыта, то они дают уменьшение кислотообразующей способности гриба. Такими же свойствами обладают анионы SO_4 и HPO_4. Последнее проверено на 3 штаммах, обладающих мощной активностью к кислотообразованию и совершенно различных между собой по происхождению.

У более слабых штаммов при культуре готовых пленок добавка азота в бродильную смесь в любой форме вызывает увеличение выходов лимонной кислоты, но все же эффект ио сравнению с контролем меньше там, где азот находится в соединении с указанными выше анионами и катионами, а именно K, Na, SO_4 и HPO_4.

Проверка подмеченного нами влияния K, Na и анионов HPO_4, SO_4 на активность гриба в бессменных культурах (т. е. на таких культурах, где процесс роста и кислотообразования совершается на одном растворе) не только подтвердила данные опыта, приведенного в табл. 11, но обнаружила их с большей ясностью.

ТАБЛИЦА 10

Источник азота в бродильном растворе	Опыт 1-й					Опыт 2-й					Опыт 3-й				
	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение
Контроль без азота	20,8 19,9	20,35	13,1	75,7	50 9	21,9 21,1	21,5	11,4	75,2	53,8	17,0 17,1	17,05	15,8	70,5	42,6
Ca(NO$_3$)$_2$	26,1 26,2	26,15	4,5	73,7	65,4	25,4 24,2	24,8	5,0	70,9	62,0	25,1 24,7	24,9	5,9	73,0	62,3
Mg(NO$_3$)$_2$	24,9 24,9	24,9			62,3	25,9 24,8	25,35	5,5	73,5	63,4	24,3 24,5	24,4			61,0
HNO$_3$	23,6 24,0	23,8			59,5	24,6 24,0	24,3			60,8	25,0 25,3	25,15	5,3	72,5	62,9
KNO$_3$	19,5 18,0	19,25			48,1	19,9 18,9	19,4			48,5	22,8 22,5	22.65			56,6
NaNO$_3$	17,6 19,3	18,45			46,1	18,9 18,0	18,5			46,1	21,4 21,9	21,65			54,1
NH$_4$Cl	28,7 28,7	28,7	4,4	80,6	71,8	27,6 27,9	27,75	7,7	78,6	69,4	27,0 26,2	20,6	5,5	77,1	66,5
NH$_4$NO$_3$	24,0 23,7	23,35			59,6	23,5 23,0	23,25			58,4	24,6 24,5	24,55			61,4
NH$_4$OH	22,5 21,9	22,2			55,5	22,2 22,8	22,5			56,3	23,7 23,2	23,45			58,6
(NH$_4$)$_2$SO$_4$	19,2 20,2	19.7			49,3	21 2 20,2	20,7			51,8	19 8 18,5	19,15			47,9
(NH$_4$)$_2$HPO$_4$	1,1 1,0	21,05			52,6	18,6 19,2	19,4			48,5	20,2 20,7	20,45			51,1

ТАБЛИЦА 11

Источник азота в бродильном растворе	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Количество лимонной кислоты на колбу в г	Количество побочных кислот на колбу в г	Остаток сахара в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение	% лимонной кислоты от сахара, данного на брожение	Примечание
Контроль без азота	5,9 5,8	5,85	4,12	1,73	29,1	53,7	14,6	10,3	В колбах, где брожение велось на 20% растворе сахара с азотом в виде NH_4Cl, отсутствовала щавелевая кислота
$Ca(NO_3)_2$	26,4 25,8	25,9	24,04	1,86	6,5	77,3	64,8	60,1	
$Mg(NO_3)_2$	24,8 25,0	24,9	23,08	1,82	7,7	77,1	62,3	57,7	
HNO_3	24,8 24,3	24,55	23,32	1,23	6,8	73,9	61,4	58,3	
KNO_3	23,9 22,6	23,25	22,04	1,21	8,6	74,0	58,1	55,1	
$NaNO_3$	20,3 20,1	20,2	18,16	2,04	8,4	63,9	50,5	45,4	
NH_4Cl	26,2 26,2	26,2	25,2	1,0	6,5	78,2	65,5	63,0	
NH_4NO_3	24,0 22,9	23,45	21,95	1,49	7,7	72,6	58,6	54,9	
NH_4OH	21,5 18,1	19,8	18,28	1,52	6,5	59,1	49,5	45,7	
$(NH_4)_2SO_4$	19,4 16,9	18,15			10,6	61,7	45,4		
$(NH_4)_2HPO_4$	17,2 17,9	17,2	15,2	2,08	11,2	59,7	43,0	37,8	

ТАБЛИЦА 12

Источник азота в бродильном растворе	№ колб	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от сахара, данного на брожение	% кислоты от истраченного сахара
NH_4NO_3	1 2	19,5 20,9	20,2	10,01	44,90	57,73
$Ca(NO_3)_2$	3 4	17,5 16,8	17,2	11,28	38,2	51,00
$Mg(NO_3)_2$	5 6	19,5 19,2	19,4	10,53	43,1	56,3
KNO_3	7 8	13,6 15,2	14,4	12,90	32,0	40,2
NH_4Cl	11 12	19,4 18,6	19,0	11,47	42,2	56,7
$(NH_4)_2SO_4$	13 14	12,2 12,0	12,1	17,63	26,9	44,2

Как явствует из данных опытов, наилучшим условием для активности штамма является добавление в бессменных культурах в качестве источника азотного питания NH_4NO_3 или NH_4Cl. Кислотообразование получается меньше, если эти соли заменены $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$, и наиболее низкие выхода получаются при азоте в форме $(NH_4)_2SO_4$ и KNO_3.

Для уверенности в правильности этих наблюдений нами был проведен опыт с культурой готовых пленок, в котором в бродильный 20% раствор сахара были добавлены смеси азотнокислых солей, применявшихся нами с таким расчетом, чтобы, с одной стороны, количество азота на 1 дм^2 площади гриба равнялось 70 мг, т. е. был сохранен найденный нами оптимум, а с другой стороны, в комбинациях солей имелись бы и K и анион HPO_4. Штамм был взят слабый (контроль 5 г на колбу) (табл. 14.)

Опыт этот с еще большей убедительностью подтвердил данные предыдущих исследований.

Смесь азотных солей, прибавленная в бродильный раствор, в которой участвует в качестве компонента или K или анион HPO_4, дает пониженный выход лимонной кислоты.

Смесь же солей, составленная из соединений азота, повышающих кислотообразующую способность гриба, дает выход лимонной кислоты не больше, нежели может дать каждая из солей, взятая в отдельности.

Материалы опытов, приведенных в настоящей работе, позволяют сделать ряд предположений.

1. Увеличение выходов лимонной кислоты у штаммов средней активности всегда наблюдается при предоставлении грибу азота

ТАБЛИЦА 13

Источник азота в бродильном растворе	№ колб	Промежуточное титрование (в % кислоты)				Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	Остаток сахара на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара	% кислоты от сахара, данного на брожение
		На 5-е сутки брожения	На 6-е сутки брожения	На 7-е сутки брожения	% кислоты перед снятием опыта					
NH_4NO_3 . . .	1	7,8	9,4	10,6	11,3	21,2	20,6	5,7	60,1	51,5
	2	8,2	9,9	11,1	12,0	20,0				
$Ca(NO_3)_2$	3	6,0	7,0	7,8	8,3	15,0	15,35	7,1	46,6	38,4
	4	6,4	7,5	8,1	8,6	15,7				
$Mg(NO_3)_2$	5	6,6	7,5	8,3	—	16,3	16,4	7,0	49,7	41,0
	6	6,6	7,6	8,3	8,1	16,5				
KNO_3	7	5,9	6,4	6,7	7,2	11,7	11,9	8,7	38,0	29,8
	8	5,9	6,4	6,3	7,3	12,1				
NH_4Cl	11	9,2	10,7	11,1	12,2	21,9	21,75	5,6	63,2	54,4
	12	9,2	10,7	11,2	12,0	21,6				
$(NH_4)_2SO_4$ . . .	13	5,8	6,2	6,6	7,0	12,4	12,15	12,2	43,7	30,4
	14	5,8	6,2	8,4	6,8	11,9				

ТАБЛИЦА 14

Источник азота в бродильном растворе	Количество кислоты на колбу в г	Среднее количество кислоты на колбу в г	% кислоты от истраченного сахара
$NH_4Cl+Ca(NO_3)_2$	25.6 25,4	25,5	63,8
$NH_4Cl+Mg(NO_3)_2$	26,2 26,1	26,15	65,4
$NH_4Cl+HNO_3$	26,3 25,4	25,85	64,6
$NH_4Cl+(NH_4)_2HPO_4$	17,5 18,7	18,1	45.3
$Ca(NO_3)_2+(NH_4)_2HPO_4$	17,7 18,3	18,0	45,0
$HNO_3+NH_4NO_3$	25,6 24,2	24,9	62,3
$Ca(NO_3)_2+NH_4NO_3$	25,3 24,4	24,85	62,1
$Mg(NO_3)_2+NH_4NO_3$	24.2 24,3	24,25	60,6
$KNO_3+NH_4NO_3$	24,4 22,6	23,5	56,3
$HNO_3+Mg(NO_3)_2$	21,7 23,2	22,45	56,1
$KNO_3+Ca(NO_3)_2$	22,1 22,9	22,5	56,3
$Ca(NO_3)_2+Mg(NO_3)_2$	25,5 25,7	25,6	64,0

в бродильный раствор (при культуре готовых пленок). Азот может быть дан как в окисленной, так и в восстановленной форме. Принципиального значения это не имеет, так как по всей вероятности при всех формах азота, даваемых грибу, химизм воздействия на гриб одинаков.

2. По данным исследований, в качестве реагентов могут быть употреблены соли $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$, NH_4NO_3, HNO_3, NH_4OH, NH_4Cl. Соли, в которых находятся катионы K, Na, или анионы SO_4, HPO_4, дают по сравнению с контролем при наиболее активных штаммах некоторое угнетение кислотообразования гриба, а при штаммах средней и малой активности — хотя и увеличенные выхода кислоты, но меньшие, нежели при применении солей без указанных анионов и катионов.

3. Из указанных солей, содержащих азот, наилучшими, по нашим данным, являются $Ca(NO_3)_2$ и NH_4Cl. При применении NH_4Cl щавелевая кислота в бродильном растворе чаще всего отсутствует.

4. На активность гриба влияет дозировка содержащегося в соли азота.

5. Для исследованных нами штаммов оптимумом является 70 мг азота в расчете на поверхность гриба (1 дм^2). Не исключена возможность, что найденный нами оптимум будет меняться в зависимости от применяемой формы азота, штамма и концентрации сахара.

Первоначальное значение pH бродильного раствора не играет роли.

Эта работа является одним из первых звеньев исследований в этом направлении.

Научно-исследовательский сектор
Ленинградского завода лимонной кислоты
1935 г.

Литература

1. Сотников Е. И. Образование лимонной кислоты грибком *Aspergillus niger*. I, II, III; докл. Акад. наук СССР, 1934.—2 Bernhauer K. Die Bedingungen der Citronensäurebildung. Biochem. Ztschr. Bd. 172. S. 324—349, 1926, и там же: Die Bedeutung der Mycelentwicklung für die Säurebildung, Bd. 197, S. 287—308. 1928.—3. Буткевич В. С., Гаевская М. С. и Фаткина Е. А. Наиболее благоприятные условия накопления лимонной кислоты пленками. (Рукопись.)—4. Инструкция к производству лимонной кислоты. (Не опубликована.)

O. P. PROTODIAKONOV and A. M. MANSUROV

The influence of nitrogen on the capacity of acid formation in the fungus Aspergillus niger

Summary

The influence exerted by salts containing nitrogen (in form of NO_3 and NH_4), added to the fermentation solution, on the acid formation in *Aspergillus niger* has been studied.

On the basis of this investigation the following conclusions may be drawn.

1. If the fungus is given nitrogen in the fermentation solution (in cultivating ready films) there always is observed an increase in the yield of citric acid in strains of medium activity.

Whether the nitrogen be introduced in oxidized or in reduced form makes no difference on principle, as in all probability in whatever form the nitrogen be given to the fungus the chemism of its influence is the same.

2. According to the data of our investigation the following salts may be used as reagents; $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$, NH_4NO_3, HNO_3, NH_4OH, NH_4Cl. Salts containing the cations K, Na and the anions SO_4, HPO_4, as compared to the control, induce in the most active strains a certain depression of acid formation, and in strains of medium and small activity—yields of acid, though somewhat increased, yet less than those induced by salts free from the above mentioned cations and anions.

3. The best of the nitrogen containing salts mentioned above are, according to our data, $Ca(NO_3)_2$ and NH_4Cl. When NH_4Cl is introduced into the fermentation solution oxalic acid is mostly absent from the latter.

4. The activity of the fungus is influenced by the dose of nitrogen contained in the salt.

5. The optimum dose for the strains investigated by us is 70 mg of nitrogen, calculated for the fungus surface (1 dm^2). It is not impossible that the optimum established by us will vary in dependence on the form of nitrogen used, the strain and the concentration of sugar.

The initial magnitude of pH of the fermentation solution plays no rôle.

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

О. Г. АЛЕКСАНДРОВА

Анатомическая характеристика Pisum sativum L. sensu amplissimo Gov.

(Получено 4/VI 1935)

Сравнительно-анатомическое изучение цветка, плода и семени различных форм гороха, произведенное в секции анатомии Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и в степном отделении ВИР над большим количеством представителей диких и культурных видов рода *Pisum* Tourn., дало возможность подойти к анатомической характеристике культурного гороха *P. sativum* L. sensu amplissimo Gov. во всем разнообразии форм его. Такая характеристика не лишняя. Она войдет одним из звеньев в полное комплексное познание культурного гороха, наряду с морфологической, физиологической, биохимической и генетической характериетиками. Анатомическую обработку еще нельзя считать оконченной. На очереди стоит изучение анатомии осевых органов и придатков к ним, т. е. корня и стебля с листьями, прилистниками и пр. Однако изучение структуры органов, участвующих более непосредственно в воспроизведении растения семенами, дает уже достаточный материал для анатомической характеристики культурного гороха в связи с некоторыми свойствами его, имеющими хозяйственную ценность.

Вид *Pisum sativum* L. sensu amplissimo Gov. распадается на 4 подвида: 1) subsp. *asiaticum* Gov.; 2) subsp. *abyssinicum* Gov. (Braun pro sp.); 3) subsp. *arvense* (L. pro sp.) и 4) subsp. *sativum* (L. pro sp.).

I. Subsp. *asiaticum* Gov.

Морфологическая характеристика

Это культурный горох из Афганистана, одного из первичных центров образования культурного гороха. Морфологически он характеризуется следующими чертами: небольшое растение, сильно кустящееся или одностебельно-ветвящееся, с мелкими цветами, имеющими большое разнообразие окраски, с кремовым или грязноватым оттенком; прилистники имеют у основания своего антоцианиновое пятно; плоды с 3—7 семенами, семена мелкие с двойным рисунком (бурая мраморность и фиолетовая пунктировка), реже с ординарным рисунком (бурая мраморность) и совсем редко однотонные, грязновато-желтого цвета.

Анатомическая характеристика

Лепесткам горохов subsp. *asiaticum* свойственно значительное разнообразие пигментации. Прежде всего следует отметить обилие хлорофилловых зерен, заполняющих все ткани лепестка, как эпидермис, так и мезофилл. Такое обилие хлоропластов придает своеобразный оттенок окраске лепестков. Без антоцианина эти желтовато-зеленые пластиды придают лепестку кремовый оттенок, а в сочетании с красным, розовым или сиреневым антоцианином они дают грязноватый тон окраски.

Кроме антоцианина в клеточном соку эпидермальных клеток лепестков subsp. *asiaticum* встречается еще другой пигмент—антохлор.

Анализ пигментации лепестков различных proles (ветвей) азиатского подвида горохов показывает следующую картину:

1. Гератская ветвь (оранжевая) — антохлор + красный антоцианин.
2. Индийская ветвь (красная)—следы антохлора+красный антоцианин.
3. Афганская и персидская ветви (розовая)—светлый красный антоцианин.
4. Индийская ветвь (сиреневая)—сиреневый антоцианин.
5. Бадахшанская ветвь (кремовая)—отсутствие окрашенного антоцианина.

Кремовый оттенок лепестков бадахшанской ветви вполне может быть обусловлен присутствием желтовато-зеленых пластид. Наличие антохлора анатомическим путем доказать было трудно.

Такая же полнота пигментации лепестков, подобная пигментации горохов subsp. *asiaticum*, встречается лишь в лепестках дикого палестинского гороха *P. fulvum*.

Перейдем к рассмотрению структуры и пигментации кожуры семени горохов азиатского подвида.

Носителем пигментов кожуры семени у бобовых является преимущественно, а очень часто—исключительно, эпидермис, так же как и в лепестках. Вследствие своей выделяющейся высоты эпидермис кожуры семян называется палисадным. Высота палисадного эпидермиса очень характерна для различных видов гороха. У азиатского подвида палисадный эпидермис имеет высоту около 60 μ., тогда как у *P. fulvum* 230 μ, у *P. elatius*—150 μ и у *P. humile*—140 μ. Намечается отчетливое снижение высоты палисадного эпидермиса кожуры семян горохов при переходе от диких к культурным формам. Но, однако, у *P. formosum*, тоже дикого гороха, палисадный эпидермис не выше, чем у семян азиатского подвида. Следовательно возможно, что культурный горох произошел от диких форм с низким палисадным эпидермисом. Вопрос о происхождении культурного гороха остается до сих пор еще открытым, по крайней мере по линии особенностей морфологии кожуры семян.

В другом роде трибы *Vicieae*, в роде *Cicer*, дикие виды, наиболее близко стоящие к культурному *Cicer arietinum*, имеют и высокий и низкий палисадный эпидермис кожуры семян. При этом есть и культурные формы нута с низким и с высоким палисадным эпидермисом. Весьма вероятно, что культурные формы нута с низким палисадным эпидермисом произошли от диких форм тоже с низким палисадным эпидермисом и, наоборот, культурные формы нута с высоким палисадным эпидермисом соответственно имели своими родоначальниками дикие виды с высоким палисадным эпидермисом.

Все ткани кожуры семян азиатского подвида заполнены, подобно лепесткам его, хлорофилловыми зернами. Наибольший интерес с анатомо-систематической точки зрения представляет присутствие зеленых пластид именно в палисадном эпидермисе. Прекрасно выраженные зеленые или с легким желтоватым оттенком пластиды в палисадном эпидермисе присутствуют у всех диких форм гороха.

Кроме зеленых пластид в клетках палисадного эпидермиса семян азиатского подвида встречаются два пигмента: фиолетовый антоцианин, залегающий в полости клеток, и оранжевый флобафен, пропитывающий оболочки клеток, присутствие которого придает участкам кожуры бурый цвет, столь характерный в мраморном рисунке кожуры. Наличие этих двух пигментов обусловливает существование так называемого двойного рисунка кожуры семени: бурой мраморности с фиолетовой крапчатостью или пятнистостью. Изучение пигментов кожуры семян показывает, что нередко у семян, по внешнему виду имеющих только одну бурую мраморность, можно найти отдельные гнезда клеток с фиолетовым антоцианином. При этом оболочки у таких содержащих антоцианин клеток обычно прокрашены в оранжевый цвет. Анатомический анализ раскрывает целый ряд переходов от семян с двойным рисунком кожуры к семенам с ординарным рисунком.

Оранжевый флобафен, пропитывающий оболочки, и фиолетовый антоцианин, залегающий в полости клеток, имеются у *P. elatius*, *P. humile* и *P. formosum*. Двойной рисунок кожуры семени, состоящий из бурой мраморности и фиолетовой крапчатости, типичен для дикого гороха.

Уже у *P. elatius* наблюдается появление форм с ординарным рисунком из бурой мраморности. Так, палестинская, закавказская и алжирская формы *P. elatius* имеют двойной рисунок кожуры семени, а итальянская (из Катании), северо-кавказская и латвийская уже имеют только один буро-мраморный рисунок. На примерах *P. elatius* и азиатского подвида обнаруживается неуклонный переход от двойного к простому рисунку кожуры семени, совершающийся у двух видов совершенно независимо друг от друга. Этот процесс превращения двойного рисунка в ординарный имеет в своей сущности глубокую биохимическую основу. Флобафены могут относительно легко возникнуть из антоцианинов, при пропитывании последними оболочек, т. е. в сопряжении с процессами абсорбции. Так, например, превращение синего антоцианина клеточного сока в желтый флобафен, пропитывающий оболочку, прекрасно раскрывается при изучении пигментации кожуры семян диких, полудиких и культурных форм сои.

Можно с уверенностью при этом заключить, что из двойного рисунка кожуры семени никогда не получится ординарный в виде фиолетовой крапчатости или пятнистости.

Возможность существования у культурного гороха ординарного рисунка, состоящего из фиолетовой крапчатости или пятнистости, его образование и выявление, находится в соотношении с пигментацией кожуры семян своеобразного вида дикого гороха *P. fulvum*. Особенно подчеркнуто выражен этот тип ординарного рисунка кожуры семени у subsp. *abyssinicum*, другого подвида культурного гороха.

Еще в большей степени анатомический анализ необходим при изучении рубчика семени различных горохов.

Сравнительно-анатомическое изучение рубчиков семени у всех видов рода *Pisum* Tourn. показало, что: 1) структура рубчиков у всех представителей горохового растения в основных чертах одинакова;

2) очертания рубчиков, напротив, различаются довольно заметно и вполне могут характеризовать с этой стороны вид и даже в некоторых случаях более мелкие систематические единицы; 3) при морфологическом сравнительном однообразии рубчиков и большой степени одинаковости окраски их нри рассматривания невооруженным глазом пигментация рубчиков, т. е. набор пигментов, создающих окраску их, бывает весьма разнообразна.

Очертания рубчиков семян азиатского подвида вполне характерны для этой систематической группы, отличаясь определенным образом от очертаний рубчиков семян *P. fulvum*, *P. elatius*, *P. humile* и *P. formosum*, оставаясь единообразным у отдельных представителей подвида.

Обращаясь к рассмотрению пигментации рубчиков subsp. *asiaticum*, прежде всего следует отметить, что в этом подвиде имеются формы как с черным, так и с бурым рубчиком. Окраска рубчика складывается из: а) пигментации наружного палисадного эпидермиса рубчика, б) пигментации внутреннего палисадного эпидермиса рубчика и в) пигментации астероидной или губчатой ткани. Таким образом в окраске рубчика участвуют пигментации трех слоев тканей, в общей сумме слагая ту окраску рубчика, которая видна при рассматривании рубчика невооруженным глазом.

Черная окраска рубчика семени гороха азиатского подвида в большинстве случаев обусловлена коричневым пигментом наружного палисадного эпидермиса и темнобурым пигментом астероидной ткани.

Бурая окраска рубчика и того же подвида почти исключительно создается темнобурой пигментацией астероидной ткани. Наружный палисадный эпидермис при буром рубчике совсем неокрашен.

Итак для азиатского подвида характерно отсутствие черного пигмента в черном рубчике семени и полное отсутствие вообще пигментации в наружном палисадном эпидермисе бурого рубчика.

Особенности в строении плода азиатского подвида

Под внутренним эпидермисом плода (боба) гороха находится специфическая механическая ткань, составляющая так называемый пергаментный слой.

Плоды горохов азиатского подвида имеют хорошо выраженный пергаментный слой. Анатомический анализ подтверждает наличие у них многорядной толстостенной ткани пергаментного слоя. У отдельных форм насчитывается 5-7 рядов этой ткани. Все ряды клеток пергаментного слоя в плодах азиатского подвида одревесневшие, и внутренний эпидермис плода непосредственно примыкает к одревесневшим склеренхимным элементам пергаментного слоя. Такой же тип строения ткани пергаментного слоя присущ *P. elatius*, только число рядов склеренхимных одревесневших клеток у него доходит до 9.

Особенности в строении крахмальных зерен семян азиатского подвида

Как известно, в клетках семядолей гороха имеются крахмальные зерна и алейроновые (белковые) зерна. Оба эти запасные вещества образуют нераздельную систему, в которой один компонент влияет на другого. Поэтому крахмальные зерна, находящиеся в полости клеток, и крахмальные зерна, выпавшие из полости клеток в окружающую микроскопический препарат воду, будут несколько отличаться друг от друга в небольших, но весьма существенных деталях своей морфологии и структуры. Так, крахмальные зерна, выпавшие из полости клеток, отличаются от крахмальных зерен, остающихся внутри клетки, иным характером слоистости, большей степенью набухания, обнаруживают признаки сложной структуры и т. п. Все эти свойства полезны для отличения крахмальных зерен одних форм гороха от других.

Для азиатского подвида характерны крахмальные зерна однообразной морфологии, простые, довольно крупных размеров, сравнительно легко разбухающие после выпадения из полости клеток, с хорошо выраженной слоистостью. Среди простых крахмальных зерен в очень небольшом количестве встречаются сложные, состоящие обычно только из двух долек. Наборы крахмальных зерен такого же характера имеются в семенах *P. fulvum*, *P. humile* и *P. elatius*, но у первых двух представителей диких видов гороха крахмальные зерна несколько мельче, чем у азиатского подвида и *P. elatius*.

II. Subsp. *abyssinicum* Gov. (Braun pro sp.)

Морфологическая характеристика

Эндемичный горох из Абиссинии, другого первичного центра образования культурного гороха, подобно азиатскому подвиду тоже небольшое кустящееся растение с мелкими цветами, окрашенными, однако, в противоположность ему, очень однообразно в сиреневый цвет. Антоцианинового пятна у основания прилистников нет. Плод небольшой, но крупнее плода, типичного для азиатского подвида. Семена тоже крупнее семян азиатского подвида. Семена бывают: 1) однотонные темнофиолетовые, почти черные; 2) зеленовато-серые с фиолетовой крапчатостью или 3) однотонные зеленовато-серые.

Анатомическая характеристика

Если сопоставить типичные характерные анатомические черты обоих подвидов, то можно убедиться, что по высоте палисадного эпидермиса, типу строения пергаметного слоя, морфологии и особенностям некоторых деталей структуры крахмальных зерен абиссинский подвид гороха по существу почти не отличается от азиатского подвида. Однако у азиатского подвида число рядов клеток пергаментного слоя доходит до 7, а у абиссинского подвида не превосходят 5. В основном различие преимущественно сводится к различию в пигментации лепестков, кожуры семян и к различию в очертании и пигментации рубчиков.

В лепестках абиссинского подвида существует такое же обилие хлорофилловых зерен, заполняющих все ткани лепестка, как и у азиатского подвида, но антохлора в клеточном соку не имеется. Нет также красного антоцианина, нет розового антоцианина, есть только сиреневый.

Однообразная пигментация лепестков абиссинского подвида сочетается с бедностью пигментации кожуры семян. В палисадном эпидермисе этих горохов нет хлорофилловых зерен и не бывает оранжевого флобафена, прокрашивающего оболочки клеток палисадного эпидермиса, но есть фиолетовый антоцианин. У однотонно-фиолетовой разновидности фиолетовый антоцианин заполняет полости всех клеток палисадного эпидермиса, а у крапчатой разновидности — только лишь группы клеток. Такой же характер пигментации кожуры существует в семенах дикого палестинского гороха *P. fulvum*. Вид *P. fulvum* представлен несколькими формами, среди которых есть формы, отличающиеся однотонно окрашенными черными семенами, формы с семенами, обладающими черным мраморным рисунком, и, наконец, формы, характеризующиеся семенами бурыми с редкой черной крапчатостью. Черная окраска обусловлена наличием густосинего антоцианина в зрелых семенах. В незрелых семенах *P. fulvum* черный рисунок замещен таким же точно фиолетовым вследствие присутствия фиолетового антоцианина в полостях клеток палисадного эпидермиса. Следовательно пигментация кожуры семян некоторых форм абиссинского подвида как бы соответствует пигментации незрелых семян *P. fulvum*.

Кроме того анатомический анализ пигментации кожуры семян некоторых разновидностей subsp. *arvense* prol. *aethiopicum* из Абиссинии, имеющих семена с типичной фиолетовой крапчатостью, обнаруживает, что в ряде групп клеток палисадного эпидермиса, расположенных вблизи рубчика, над фиолетовым антоцианином залегает густосиний антоцианин. Этот факт по нашему мнению заслуживает некоторого внимания, как раскрывающий пути оформления пигментации кожуры семян при возникновении культурных форм горохов.

Очертание рубчика у абиссинского подвида очень характерно и заметно отличается от очертания рубчика других подвидов *P. sativum*, у которых морфология рубчиков почти одинакова. Следовательно по рубчикам абиссинский подвид выделяется как группа горохов, в достаточной мере своеобразная.

Рубчик абиссинского подвида, у всех трех его разновидностей, всегда черный, однако комбинация пигментов в рубчиках этих трех разновидностей неодинакова.

Наряду с богатством антоцианином фиолетового цвета, ткани рубчика абиссинского подвида совершенно, повидимому, лишены хлорофилла в зрелом состоянии семени. Но самое интересное, это полное отсутствие черного пигмента в рубчике. Как и у азиатского подвида, у subsp. *abyssinicum* наружный палисадный эпидермис рубчика прокрашен коричневым пигментом.

В итоге оба подвида горохов, азиатский и абиссинский, из первичных центров происхождения культурного гороха, анатомически, структурно, весьма сходны, но отличаются друг от друга богатством пигментации. Так азиатский подвид заметно богаче хлорофиллом по сравнению с абиссинским подвидом, приближаясь в этом отношении к *P. elatius*, к диким формам из Палестины или Закавказья. *P. elatius* современными систематиками считается среди диких видов горохов наиболее близкой формой к культурным горохам современности.

Но обеднение пигментами, в особенности во линии хлорофилла, у абиссинского подвида еще не связано с появлением каких-либо новых особенностей в структуре цветка, плода и семени по сравнению с азиатским подвидом. Новые черты структуры этих органов появляются у двух других подвидов космополитного характера, subsp. *arvense* и subsp. *sativum*.

К рассмотрению их мы и перейдем.

III. Subsp. *arvense* (L. pro sp.)

Морфологическая характеристика

Это обширный подвид, заключающий в себе большое количество разновидностей, с одной стороны, и сортов, с другой. Среди культивируемых в различных странах форм этого подвида наблюдается большое разнообразие и по вегетативным органам, и по плоду с семенами, а также отчасти и по цветку. Среди них есть формы высокие, средней высоты и карликовые. Есть вьющиеся и штамбовые. В стебле и листьях хорошо выражен антоцианиновый пигмент, который сохраняется до конца вегетации растения. У основания нрилистников, с внутренней сторовы их, имеется антоцианиновое кольцо, простое и двойное. Крупные цветы у этого подвида окрашены в розовый, фиолетовый и красный оттенки. Плоды бывают большие и мелкие, также и семеиа. Чаще всего семена обладают рисунком ординарным, фиолетовым или бурым, редко двойным. Также нередко они бывают окрашены однотонно. Форма семян округлая, округло-угловатая и со вдавлинами. Последний тип семян несколько напоминает семена так называемых мозговых горохов, входящих в состав subsp. *sativum*.

К subsp. *arvense* принадлежит также и prol. *aethiopicum*, включающая ряд разновидностей, которые встречаются только в Абиссинии и характеризуются зубчатостью листочков, особенно хорошо выраженной на всходах.

Анатомическая характеристика

В тканях лепестков вполне развернувшихся цветов subsp. *arvense* хлорофилловых зерен очень мало и при этом они расположены лишь в клетках мезофилла и только в тех клетках, которые группируются около жилок.

Комбинация пигментов клеточного сока в эпидермисе лепестков близка к тому, что имеется у азиатского подвила. Лепестки subsp. *arvense* бывают карминового цвета, розовые, фиолетовые и даже кровавокрасные (у var. *ircutianum*). В последней разновидности должна быть примесь антохлора, хотя и весвма незначительная. Но такого определенно выраженного присутствия антохлора, как у азиатского подвида, в лепестках subsp. *arvense* не наблюдается.

Для subsp. *arvense* характерен более густой тон антоцианиновой окраски лепестков. Особенно в этом отношении отличаются окраски паруса азиатского подвида и subsp. *arvense*. У азиатского подвида часто парус окрашен очень слабо или совсем почти не окрашен, а у subsp. *arvense*, наоборот, парус очень редко бывает слабо окрашен и никогда не бывает совсем лишен антоцианиновой пигментации. Но более густая окраска лепестков subsp. *arvense* сочетается с бедностью их хлорофилловыми зернами. Обратные соотношения часто выявляются в лепестках азиатского подвида. Там, как мы уже отмечали выше, относительно слабая антоцианиновая пигментация и даже полное отсутствие ее могут быть сочетаны с хлорофилловым богатством.

Типичный рисунок кожуры семян subsp. *arvense*—фиолетовая крапчатость или пятнистость, различной густоты рассеяния, реже наблюдается бурая мраморность и совсем в исключительных случаях—двойной рисунок, составленный из бурой мраморности и фиолетовой крапчатости. У семян с ординарным фиолетовым рисунком развертывается такая же картина пигментации, что и у разновидностей абиссинского подвида. В случаях бурой мраморности прокраска оболочек клеток палисадного эпидермиса оранжевым флобафеном иногда распространяется только на верхнюю часть клеток или же на нижнюю половину клеток, но чаще всего захватывает оболочки клеток целиком сверху донизу. Пигментация ординарного мраморного рисунка кожуры, как и двойного, мало отличается от пигментации кожуры семян азиатского подвида.

Остановимся несколько на особенностях распределения хлорофилла в кожуре семян subsp. *arvense*.

Прежде всего довольно отчетливо выделяется эфиопская ветвь (prol. *aethiopicum*), у представителей которой хорошо выраженные, зеленые, но мелкие пластиды не только остаются в таком состоянии до полного созревания семени, но даже мало изменяются и в лежке, в течение, по крайней мере, одного года. У остальных форм рассматриваемого подвида наблюдается большое разнообразие в отношении распределения хлорофилловых зерен в кожуре семян и степени стойкости их, в особенности в наиболее своеобразных клетках, в палисадном эпидермисе. Есть формы, обладающие такими же стойкими зелеными пластидами, как и у горохов, относящихся к эфиопской ветви, но есть и такие, у которых зеленые пластиды можно видеть только лишь до периода созревания семени и в течение самого созревания. После окончания процессов, обусловливающих созревание семян, и в особенности во время лежки семени, некоторые формы subsp. *arvense* полностью теряют хлорофилловый аппарат в кожуре семени. Есть даже такие формы, которые имеют хлорофилловые зерна в кожуре семени лишь в начале развития семени.

Хлорофилловые зерна чаще всего сохраняются у лущильных форм, у так называемых пелюшек, а среди них преимущественно у тех, которые имеют фиолетовый рисунок на кожуре семени. Кроме того, повидимому, у пелюшек из вторичных центров образования культурных горохов хлорофилловый аппарат более прочный, чем у пелюшек широко распространенных, космополитных. У сахарных форм subsp. *arvense* хлорофилловый аппарат н кожуре зрелых семян выражен значительно слабее, чем у лущильных и быстрее подвергается разрушению.

Если у сахарных горохов subsp. *arvense* с бурой мраморностью кожуры семян рисунок этот вообще мало изменяется во время лежки, то у очень многих сахарных горохов с фиолетовой крапчатостью или пятнистостью рисунок кожуры семян резко меняется, иногда даже начиная со стадии созревания семян. Фиолетовый пигмент превращается частью в красный, затем в бурый, в значительной же доле разрушается, и тогда оболочки клеток палисадного эпидермиса начинают прокрашиваться в розовый цвет (флобафены). В результате у многих сахарных горохов subsp. *arvense*, вначале имеющих фиолетовый крапчатый рисунок кожуры, семена в лежке становятся розовыми или частично или даже целиком. Хлорофилловых зерен у таких форм в кожуре семени часто совсем не сохраняется.

Очень сходные превращения пигментации кожуры семени испытывают некоторые бледноокрашенные однотонные разновидности пелюшек. Во время созревания семена их зеленовато-серые, в лежке они частично или по всей поверхности розовеют. В этих случаях розовый пигмент, прокрашивающий оболочки клеток палисадного эпидермиса, возникает как продукт распада или хлорофилла (каротиноиды) или, возможно, бесцветного изомера антоцианина (флобафены). Присутствие бесцветного изомера антоцианина в клетках палисадного эпидермиса кожуры семени бледноокрашенных однотонных пелюшек логически вполне допустимо.

Палисадный эпидермис кожуры семян типичных форм subsp. *arvense* ниже, чем у азиатского и абиссинского подвидов, в среднем равен 50 μ.

Обращаясь к рассмотрению пигментации рубчика subsp. *arvense*, следует отметить, что черный рубчик семян этого подвида имеет настоящий черный пигмент в наружном палисадном эпидермисе. При буром рубчике желтый наружный палисадный эпидермис сочетается с бурой астероидной тканью. Встречаются также экземпляры, у которых в черном рубчике не только нет черного пигмента, но даже и коричневого. Примером этого может служить семя var. *nigro-violaceum* Gov., черная окраска рубчика которого обусловлена комбинацией желтого пигмента наружного палисадного эпидермиса, лилового пигмента внутреннего палисадного эпидермиса и бурого пигмента астероидной ткани. Для типичных форм subsp. *arvense* очень характерна желтая пигментация наружного палисадного эпидермиса рубчика. Она совершенно не встречается в рубчиках абиссинского и азиатского подвидов и даже в рубчиках эфиопской ветви subsp. *arvense*. У культурных горохов из первичных центров происхождения желтого пигмента в наружном палисадном эпидермисе рубчика не образуется.

Интересно отметить, что в рубчике *P. fulvum* имеется именно желтый пигмент в наружном палисадном эпидермисе, у всех его вариэтетов. Пигментация кожуры незрелого семени *P. fulvum* подобна пигментации зрелых семян некоторых из типичных форм subsp. *arvense*: фиолетовый пигмент в палисадном эпидермисе боковых сторон семени и желтый пигмент в наружном палисадном эпидермисе рубчика семени. В египетском горохе, *P. Jomarai* Schrank, имеющем зеленые семена с бурым рубчиком, при анатомическом анализе обнаруживается, что и у него наружный палисадный эпидермис рубчика прокрашен желтым пигментом.

Ни у *P. elatius* ни у *P. humile* желтого пигмента в наружном палисадном эпидермисе рубчика не образуется.

Плоды горохов subsp. *arvense* весьма разнообразны. У пелюшек плод представляет собой в большинстве случаев небольшой узкий боб. У сахарных форм бобы крупные и средние, они могут быть широкими, мечевидными, и более узкими, в зрелом состоянии принимающими четковидную форму. Разнообразию морфологии бобов соответствует и большое разнообразие структуры их. Это самый, повидимому, богатый по разнообразию структуры бобов подвид культурных горохов.

Хорошо выраженный пергаментный слой с 4-5 рядами склеренхимных клеток, вполне одревесневшими, развивается у разновидностей эфиопской ветви, а также в плодах некоторых пелюшек, как, например, у var. *ircutianum* Gov. Такой тип структуры пергаментного слоя подобен пергаментному слою азиатского и абиссинского подвидов. Но у большинства пелюшек пергаментный слой хотя и состоит из 4-5 рядов клеточных элементов, одревесневают, однако, лишь элементы 2-3 рядов. [1]

Среди сахарных сортов, относящихся к subsp. *arvense*, есть такие, подобные сахарному кубанскому гороху с мраморным рисунком кожуры семени, у которых пергаментный слой, хотя и не особенно мощный, в 2-3 ряда клеток, но вполне одревесневший. Наряду с ними существуют сорта, имеющие в плодах вполне диференцированную самую ткань пергаментного слоя, но элементы этой ткани неодревесневшие, оболочки их целлюлозные. Примером может служить сахарный горох из Малой Азии. Наконец, у некоторых сортов даже ткань пергаментного слоя совершенно не развивается. Там, где она должна быть, встречаются только одиночные призматические кристаллы оксалата кальция, как, например, у сахарного гороха из Америки (К. 321).

---

[1] Это явление, однако, можно наблюдать в плодах *P. fulvum* и *P. humile*.

Как мы отмечали выше, морфология крахмальных зерен у горохов двух подвидов из первичных центров происхождения подчеркнуто однообразна. Подавляющее большинство крахмальных зерен как у азиатского, так и абиссинского подвидов, в семенах их, простые с редкой примесью двойных крахмальных зерен. В семядолях subsp. *arvense* морфология крахмальных зерен значительно разнообразнее. Кроме типичных вообще для гороха простых крахмальных зерен есть настоящие сложные.

Для примера остановимся на двух самых контрастных наборах крахмальных зерен из семядолей горохов рассматриваемого подвида.

1. Пелюшки архангельская, вологодская и разновидности эфиопской ветви. Крахмальные зерна их представлены типичными простыми довольно крупными образованиями, с хорошо выраженной слоистостью до самого центра. Двойные крахмальные зерна очень редки.

2. Var. *smyrnense* Al. K. 1971 (Германия). Набор крахмальных зерен весьма разнообразен. Среди довольно крупных простых крахмальных зерен с хорошо выраженной слоистостью имеется много крахмальных зерен, состоящих из 2, 3 и 4—8 отдельных долек, соединенных в одно сложное зерно.

Помимо приведенных двух контрастов имеется не мало промежуточных между ними.

IV. Subsp. *sativum* (L. pro sp.)

Морфологическая характеристика

Представители этого подвида — высококультурные горохи. Морфология вегетативных органов их еще богаче, чем у subsp. *arvense*. Среди горохов subsp. *sativum* есть гиганты в 2—$2^1/_2$ м, с одной стороны, и карлики в 30 см и даже несколько ниже, с другой. В группе мозговых горохов весьма разнообразна морфология листьев: от форм с обычными 2 парами листочков и с усиками до форм с 8 парами листочков и без усиков. Ни в стебле ни в листьях выросших растений нет ни следа антоцианинового пигмента.

Цветок белый, плод крупный, средний и редко мелкий. Также и семена чаще крупные или средние и очень редко мелкие. Семена по форме бывают округлые гладкие, со вдавлинами и морщинистые (мозговые). Кожура семян безцветная, через нее просвечивают семядоли: оранжевые, желтые и зеленые (от светлозеленого до темнозеленого цветов).

Анатомическая характеристика

В эпидермисе лепестков пигментов клеточного сока нет. Нет и зеленых пластид. Хлорофилловые зерна есть лишь в мезофилле, в клетках, группирующихся около жилок. Отношения такие же, как и у subsp. *arvense*.

В палисадном эпидермисе кожуры зрелых семян subsp. *sativum* хлорофилловых зерен тоже совсем нет — они рано разрушаются. А пигменты клеточного сока кожуры семян даже, повидимому, и не возникают. Легкая прокраска палисадного эпидермиса кожуры семян этого подвида в желтоватый или иногда розоватый оттенок, повидимому, обусловлена продуктами разрушения хлорофилла. Семядоли окрашены достаточно разнообразно. Разнообразие этого порядка присуще лишь subsp. *sativum*. Окраска семядолей зависит не от присутствия окрашенных пластид в клетках, а от диффузно-растворенного иигмента в содержимом клеток наружных слоев ткани семядолей. Повидимому, пигменты эти представляют собой дериваты хлорофилла различной степени разрушения.

Палисадный эпидермис кожуры семян subsp. *sativum* самый низкий по сравнению с другими подвидами. Только у этого подвида иногда п гиподерма кожуры семян меняет свой типичный катушкообразный облик. Так, у гороха сорта Московский Восковой 019 клетки гиподермы почти квадратные. Однако после мацерации кожуры в смеси Шульца тииичная катушкообразная форма клеток гиподермы выявляется.

При светлом рубчике семян subsp. *sativum* в тканях его совсем нет каких-либо пигментов. У редких форм с черным и бурым рубчиком прокрашен в черный, коричневый или желтый цвет только наружный палисадный эпидермис.

Если у представителей subsp. *arvense* сложные многодольчатые крахмальные зерна встречаются редко, то у subsp. *sativum* типичное семя мозговых лущильных сортов гороха имеет только сложные крахмальные зерна. Типичные круглосемянные лущильные сорта имеют лишь простые крахмальные зерна. Различия в морфологии крахмальных зерен в семядолях горохов subsp. *sativum* значительно более резко подчеркнуты среди различных форм этого подвида, чем у subsp. *arvense*. Изучение истории развития и того и другого типов крахмальных зерен показывает, что на ранних стадиях оформления семени в пластидах в обоих случаях образуются сложные крахмальные зерна. Дальнейшая диференциация крахмальных зерен выражается в том, что у мозговых горохов отдельиые дольки продолжают увеличиваться в объеме, а у круглых гладких рост отдельных долек крахмального зерна скоро прекращается и вся группа таких долек, образующих конгломерат первоначально возникшего сложного крахмального зерна, заплывается общими слоями вещества крахмала. Таким образом в сложном крахмальном зерне все время сохраняется индивидуальность составляющих его долек, а в простом крахмальном зерне индивидуальность каждой дольки скоро исчезает. Сложные крахмальные зерна горохов даже еще в период созревания семени, будучи положены в воду, растрескиваются и легко распадаются на отдельные дольки.

Строение пергаментного слоя в плодах горохов subsp. *sativum*, повидимому, менее разнообразно, чем у subsp. *arvense*.

В пределах subsp. *sativum* у представителей prol. *subaethiopicum* (белоцветущий горох из Абиссинии) пергаментный слой развит хорошо (4-5 слоев элементов) и весь одревесневший. Затем следует обширная группа лущильных горохов, как гладких круглых, так и мозговых, а также и переходных между ними. Подобно пелюшкам, принадлежащим к subsp. *arvense*, пергаментный слой плодов этих горохов одревесневает не во всех рядах его, а лишь в 2-3. Интересно, что по пергаментному слою сорта гладких круглых горохов не отличаются от мозговых.

Среди сортов сахарных горохов subsp. *sativum* в плодах одних ткань пергаментного слоя совершенно отсутствует (сахарный Вильморена), у других одревеснение элементов пергаментного слоя происходит лишь местами, отдельными незначительной мощности участками (полусахарные сорта). Есть среди сахарных сортов горохов этого подвида также и такие, у которых пергаментный слой хотя и представляет собой сплошную ткань, состоящую из одревесневших элементов, но весьма слабой мощности (один ряд элементов). Однако у сахарных горохов subsp. *sativum*, повидимому, совсем нет форм, имеющих самую ткань пергаментного слоя, но без одревеснения оболочек его элементов, как у некоторых представителей subsp. *arvense*.

Заключение

Подводя итоги анатомической характеристики четырех подвидов *Pisum sativum* L. sensu amplissimo Gov. и сопоставляя их, можно сказать следующее:

1. Наиболее характерные для гороха анатомические признаки богаче всего выражены у представителей subsp. *arvense*. В этом подвиде, представленном разнообразными формами, при богатстве пигментации лепестков, обусловленной пигментами клеточного сока, а также пигментации клеточного сока и оболочек клеток палисадного эпидермиса кожуры семян, имеется большое разнообразие в строении пергаментного слоя плодов и в морфологии крахмальных зерен. Но у этого же подвида отчетливо выражена редукция хлорофиллового аппарата в лепестках вполне распустившихся цветов и в кожуре зрелых семян.

2. Хорошо выраженный и сохранившийся хлорофилловый аппарат в лепестках и в кожуре семян у subsp. *asiaticum* и в лепестках subsp. *abyssinicum* сочетан с однообразием в строении пергаментного слоя и морфологии крахмальных зерен.

3. Горохи subsp. *sativum*, потеряв совершенно антоцианиновую пигментацию и имея до пределов редуцированный хлорофилловый аппарат в лепестках и в кожуре семян, отличаются наибольшим разнообразием морфологии крахмальных зерен.

4. Анатомический анализ органов, непосредственно участвующих в процессе воспроизведения растения семенами, у всех видов рода *Pisum* Tourn. дает материал для понимания вида культурного растения *P. sativum* L. sensu amplissimo Gov. как системы. Этот анализ, с одной стороны, показывает, какие черты структуры выявлены в самом виде культурного гороха, как черты, заложенные вообще в роде *Pisum*, с другой стороны, обнаруживает те анатомические особенности, которые для рода *Pisum* представляют собой новообразования. Такими новообразованиями являются: а) полное отсутствие самой ткани пергаментного слоя; б) полное отсутствие одревеснения оболочек клеточных элементов ткани пергаментного слоя; в) видоизменение морфологии клеток гиподермы кожуры семян и г) мощное развитие многодольчатого сложного крахмального зерна.

Литература

1. Александров и Александрова. Опыт сравнительно-анатомического изучения семян горохов различного происхождения. Тр. Всесоюзн. съезда по генет., селекции и пр. 3, 1929.—2. Александров и Александрова. О крахмальном зерне и методах его изучения. Социалистич. растениеводство, 14, 1935.—3. Александров и Александрова. Анатомический анализ пигментации лепестков бобовых и его применение в селекции и генетике. Социалистическ. растениеводство, 14. 1935.—4. Александров и Александрова. О распределении пигментов в кожуре семян некоторых сортов сои. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Сер. 3, № 4, 1935.—

5. Александров и Александрова. Анатомия цветка, плода и семени гороха рода *Pisum* Tourn. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1935. (Печатается).—6. Александров. Применение анатомии растений в селекции. Теоретические основы селекции. Сборник под ред. ак. Н. И. Вавилова. 1935.—7. Вавилов. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот. и сел., 16, 1926.—8. Вавилов. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 26, 1931.—9. Говоров. Горох Афганистана. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 19, 1928.—10. Говоров. Горох Афганистана. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 24, 1929.—11. Говоров. Горох. Руководство к апробации селекционных сортов важнейших полевых культур, вып. 4, 1929.

O. G. ALEXANDROVA

Anatomische Charakteristik von Pisum sativum L. sensu amplissimo Gov.

Zusammenfassung

Als Ergebnis der anatomischen Charakteristik von vier Unterarten *Pisum sativum* L. sensu amplissimo Gov. und auf Grund ihres Vergleichs mit einander lassen sich folgende Schlussfolgerungen ziehen:

1. Die für die Erbse am meisten charakteristischen Merkmale kommen am deutlichsten bei den Vertretern der subsp. *arvense* zum Ausdruck. Die Blütenblätter dieser durch mannigfaltige Formen vertretenen Unterart sind reich an Farbstoff, was seinerseits durch den Farbstoffgehalt des Zellsafts bedingt ist. Ebenfalls reich an Farbstoff sind der Zellsaft und die Zellhaut des Palisadenepiderms der Samenhülle. Eine grosse Mannigfaltigkeit weisen die Struktur der Pergamentschicht der Frucht und die Morphologie der Stärkekörner auf. Dagegen ist bei dieser Unterart der Chlorophyllapparat in den voll entfalteten Blütenblättern und der Hülle des reifen Samens deutlich reduziert.

2. Der Chlorophyllapparat in den Blütenblättern und der Samenhülle ist bei subsp. *asiaticum* und in den Blütenblättern bei subsp. *abyssinicum* gut ausgebildet und erhalten, während die Struktur der Pergamentschicht und die Morphologie der Stärkekörner einförmig sind.

3. Die zu subsp. *sativum* gehörenden Erbsen, welche das Anthozyanpigment völlig eingebüsst haben und deren Chlorophyllapparat in den Blütenblättern und der Samenhülle bis zum äussersten reduziert ist, zeichnen sich durch die Mannigfaltigkeit in der Morphologie ihrer Stärkekörner aus.

4. Die anatomische Analyse der unmittelbar am Fortpflanzungsprozess durch Samen teilnehmender Organe liefert bei allen Arten der Gattung *Pisum* Tourn. das Material zum Verständnis der Kulturpflanze *Pisum sativum* L. sensu amplissimo Gov. als eines Systems. Diese Analyse zeigt einerseits, welche Züge dem Bau der Kulturpflanze der Gattung *Pisum* eigen sind, anderseits, welche anatomische Eigentümlichkeiten Neuerscheinungen in der Gattung *Pisum* darstellen. Solche Neuerscheinungen sind: a) das völlige Fehlen eines Pergamentschichtgewebes; b) volle Abwesenheit von Verholzung in den Wänden der Zellelemente des Pergamentschichtgewebes; c) abweichende Morphologie der Zellen des Hypoderms der Samenhülle und d) die mächtige Entwicklung des vielteiligen zusammengesetzten Stärkekorns.

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

М. С. ЯКОВЛЕВ

Анатомическая характеристика некоторых типов льна в их онтогенетическом развитии

С 27 рис.

(Получено 10/VII 1934)

Введение

Изучение динамики развития и формирования анатомических элементов, слагающих льняной стебель, является весьма существенным разделом в деле познания основных типов льна различного географического происхождения. Такое изучение может быть использовано как в целях установления филогенетических взаимоотношений в пределах *Linum usitatissimum* L., так и в селекционной работе при отборе среди масличных льнов наиболее волокнистых типов.

Следует лишь указать, что все сообщаемые ниже сведения о процессе развития тканей в различных типах льна следует рассматривать как первую попытку широкого систематического изучения *Linum usitatissimum* L. Мы полагаем, что для разрешения поставленной задачи нужен просмотр гораздо большего материала, чем тот, которым мы располагали. Материал, собранный нами с одного географического пункта за один год, может нести и вероятно несет в себе следы влияния тех условий, в которых он произрастал.

Литературные данные

Наиболее полную и всестороннюю характеристику процесса образования и роста тканей мы находим в монографии Т. Таммес (T. Tammes, 1907, 17), где впервые достаточно подробно дано представление о лубяных волокнах с момента их заложения в перицикле до полного формирования. Там же мы находим указания о еще более ранних исследованиях Рейссек (Reissek, 1852) и Гавенштейн (Havenstein, 1874), относящихся к изучению строения стебля льна в связи с развитием волокна. Представление о лубяных волокнах как об элементах первичного происхождения было давно известно в анатомической литературе, но в работе Т. Таммес этому положению дано весьма подробное обоснование. Однако ряд вопросов, связанных с характером лубонакопления, совершенно не затронут в приводимой работе, и в этом отношении предстоит провести специальные исследования. Так, например, совершенно не ясен ход утолщения клеточных стенок лубяных волокон, а также характер поведения их у различных типов льна.

Микрохимическое изучение лубяных волокон, проделанное Андерсоном (Anderson, 1927, 10) и другими исследователями, касается лишь химизма первичных, вторичных и третичных стенок волокна, без выяснения процесса формирования самих волокон.

Попытка критического обзора существующих представлений о формировании тканей стебля двудольных дана в работе С. П. Костычева (1920, 5). Некоторые положения, выдвигаемые автором, требуют экспериментальной проверки и не совсем ясны. Ниже мы приведем подробное обсуждение его данных в связи с нашими исследованиями.

Другие работы, вышедшие за последние годы, непосредственно не затрагивают онтогенезиса тканей, а берут, обычно, структуру вполне сформировавшихся стеблей льна. Сюда можно отнести работы Мельникова (1929, 6), Герцога (Herzog, 1930, 13), Тюрка (1932, 7), Яковлева (1932—1934, 8 и 9) и др. Наиболее полную сводку литературы по изучению льняного стебля мы имеем в работах Александрова с сотрудниками (1933, 1934). В дальнейшем изложении мы неоднократно будем возвращаться к указанным работам, используя их при обсуждении полученных нами данных.

В заключение необходимо остановиться на работе Круукс (Crooks, 1933), которая является прекрасным дополнением к предыдущим исследованиям по анатомии и регенерации проростков льна под углом зрения онтогенетического развития тканей и органов растений. Значительный интерес представляет замечание автора о том, что первичная сосудистая система корня, подсемядольного колена и семядоль образует систему в значительной мере независимо от последующего развития надсемядольного колена. Это замечание автора требует весьма критического отношения к себе, поскольку известна большая роль развивающихся листьев при формировании центрального цилиндра.

Характеристика исходного материала

Для анатомического изучения из типовой коллекции Института растениеводства были выбраны 8 основных типов льна в соответствии с классификацией, разработанной Е. В. Элладии.

1. Тип 2-й, катал. 1905. Происхождение: Марокко. Крупносемянный, преимущественно одностебельный лен, распространенный в Средиземноморской области.
2. Тип 5-й, катал. 2172. Происхождение: Абиссиния. Карликовый кудряш, мелкосемянный, ранний. Распространен в Абиссинии, Эритрее, Индии, Афганистане.
3. Тип 11-й, катал. 349. Происхождение: Горная Бухара. Кудряш мелкосемянный, ранний. Распространен в Горной Бухаре, на Памире, в Афганистане, Дагестане, Закавказьи.
4. Тип 16-й, катал. 450. Происхождение: Калган. Промежуточный, по ветвистости более близкий к кудряшам, мелкосемянный, поздний. Распространен в Афганистане, Горной Бухаре, Туркестане, Персии, Хиве, Закавказьи, Кашгаре.
5. Тип. 18-й, катал. 889. Происхождение: б. Киевская губ. Промежуточный, мелкосемянный, среднеспелый. Распространен в Поволжьи, на Украине, в б. Пензенской и Воронежской губ.
6. Тип 20-й, катал. 714. Происхождение: б. Псковская губ. Долгунец ранний.
7. Тип 22-й, катал. 483. Происхождение: б. Архангельская губ., долгунец более низкий, чем тип 20-й, ранний.
8. Тип 23-й [1], катал. 1699. Происхождение: Малая Азия. Кудряш стелющийся, мелкосемянный, поздний. Распространен в Малой Азии и Закавказьи.

---

[1] Тип 23-й представлен неудовлетворительным материалом, так как делянки состояли из очень неравномерно развившихся растений. Кроме того, срок посева коллекции—первые числа апреля—очевидно был неблагоприятен для развития данного типа. Поэтому малоазиатский лен при исследовании четкой картины образования волокон не обнаруживает, и полученные данные не дают основания для выводов.

Источником для сбора материала служили 8 отдельных делянок, представляющих эти типы. Вся типовая коллекция была посеяна в 1930 г. на поливной земле среднеазиатского отделения ВИР, что представляло весьма благоприятные условия для хорошего развития растений.

Методика работы

Растения для анатомической работы собирались на делянках через каждые десять дней. Первая проба была взята через 10 дней со дня появления всходов на подавляющем большинстве делянок, вторая — через 20 дней и т. д. до времени окончания вегетации. Каждая доля состояла из 5—6 растений. Вся коллекция имеет по 9 проб каждого образца кроме долгунца, который закончил свою вегетацию ранее остальных типов и имеет 7 проб за лето. Все собранные растения сохранялись в денатурированном спирте. Исследовались следующие части стебля: основание (близ семядолей), одна треть общей высоты и середина стебля. Первые три пробы, как имеющие нежные ткани, были залиты в парафин для резки на микротоме, затем окрашивались сафранином или гематоксилином. Иногда срезы окрашивались хлор-цинк-иодом или раствором иода в иодистом кали для обнаружения крахмала.

Начиная с четвертой пробы применялась более простая методика получения срезов. Отрезок стебля помещался в спиртовой раствор сафраниниа с глицерином, где происходило одновременно окрашивание и размягчение стебля, затем после нескольких суток пребывания в этой смеси стебли сразу заливались в парафин и резались на микротоме на части в 25—30 μ.

Анатомическая характеристика исследуемого материала

Ко времени взятия первой пробы растения всех типов успели достигнуть 3—4 см высоты. Первые листочки в это время еще тесно собраны между семядолями и морфологически растения мало отличаются по типам (рис. 1—3).

Также мало отличается и внутреннее строение рассматриваемых нами типов. Характер структуры в высшей степени однороден, и лишь незначительные детали, о которых будет сказано ниже, в той или иной степени характеризуют типы.

Исходной фазой развития стебля льна, как вообще всякого стебля высших растений, следует считать так называемую промеристему — однородную ткань конуса нарастания, состоящую из изодиаметрических клеток, находящихся в стадии усиленного деления. Эта стадия захватывает небольшой район конуса нарастания, главным образом верхнюю часть его и в процессе роста быстро переходит в более высшую стадию — в первичную меристему. Последняя несет в себе черты некоторой диференциации.

Процесс диференциации первичной меристемы молодых проростков льна наступает весьма рано и обычно связан с общим ходом развития листьев. На расстоянии не более 1 мм от конуса нарастания совершается метаморфоз от промеристемы до первичной меристемы с четко выраженными участками прокамбиальных элементов, хорошо заметных среди однородной эмбриональной ткани. На рис. 4 приводится деталь первичного строения стебля близ конуса нарастания с четырьмя прокамбиальными пучками в различной стадии диференциации. Диференциация прежде всего заметна по наличию хорошо выраженного протоплазматического содержимого в местах прокамбиальных тяжей. На приводимом рисунке эти места выступают с полной отчетливостью. Так, наиболее молодым пучком будет пучок, расположенный в середине рисунка (второй слева), более старшим по своему развитию будет первый справа пучок, расположенный между двумя предыдущими, наконец, наиболее старым, сильнее всего развитым, будет крайний левый. Последний более обособлен и имеет клетки, значительно слабее заполненные протоплазмой. Элементы, составляющие прокамбиальные пучки, отличны от окружающих клеток меристемы. Они составлены из тонкостенных более вытянутых в длину клеток с заостренными концами. Различие в степени развития прокамбиальных пучков связано в дальнейшем с образованием листовых следов, приводящих к диференциации сосудисто-волокнистых пучков. Картина, отмеченная нами, будет соответствовать первой или начальной фазе развития листьев, вернее концу этой фазы, когда лист представляет не просто листовой бугорок меристемы конуса нарастания, но несет в себе некоторые черты „физиологической самостоятельности“ (Александров и Александрова, 1932). „При этом“, пишет В. Г. Александров, „физиологическая самостоятельность еще более увеличивается после развертывания и начала ассимиляционной деятельности его. В фазе бугорка проводящая система ничтожна, если она вообще существует, залагается она как производное стебля (см. Шюпп, Schuepp, 1925, 16). Но очень скоро наступает вторая фаза, и лист становится органом, стимулирующим образование и развитие проводящей системы в стебле (Фло, Flot, 1905, 12)“. (Стр. 7).

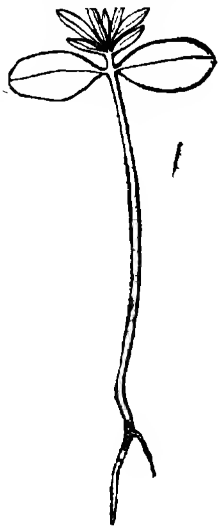


Рис. 1. Морфология 10-дневного растения — тип 2-й.

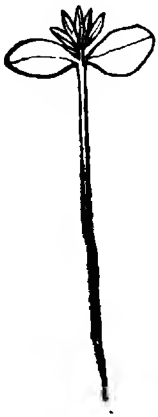


Рис. 2. Морфология 10-дневного растения—тип 11-й.

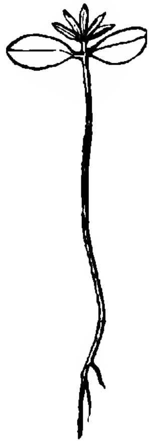


Рис. 3. Морфология 10-дневного растения—тип 20-й.

Иную картину состояния меристематической ткани в этот период развития двудольных дает Костычев (1920). Прокамбиальные пучки как таковые им отрицаются, и все сводится к образованию сплошного прокамбиального кольца или кольца утолщения (Verdickungsring, Санио, Sanio). Не отрицая роли и значения прокамбиального кольца при дальнейшем метаморфозе стебля, все же не следует забывать, что прокамбиальные элементы, по словам Санио,[1] „раньше всего залагаются на местах будущих листовых следов, однако эти отдельные участки так быстро сливаются между собой, что иногда их вовсе не удается обнаружить". Прокамбиальных пучков в общем кольце прокамбия Костычев не мог наблюдать на своих объектах не потому, что последних там не было, а главным образом по причине несовершенства самой методики работы. Прежде всего в его работе отсутствовала должная фиксация материала, в результате чего наблюдалась полная деформация и сжатие клеток меристемы. Далее для получения микроскопических препаратов материал просветлялся жавелевой водой. „При такой обработке", говорит Костычев, „протоплазма совершенно исчезает". Поэтому, вполне естественно, оставалось лишь „проследить ориентировку клеточных стенок молодых тканей" (стр. 100 и 101). Таким образом дана лишь форма,

---

[1] Цит. по Костычеву, стр. 100, 1917.

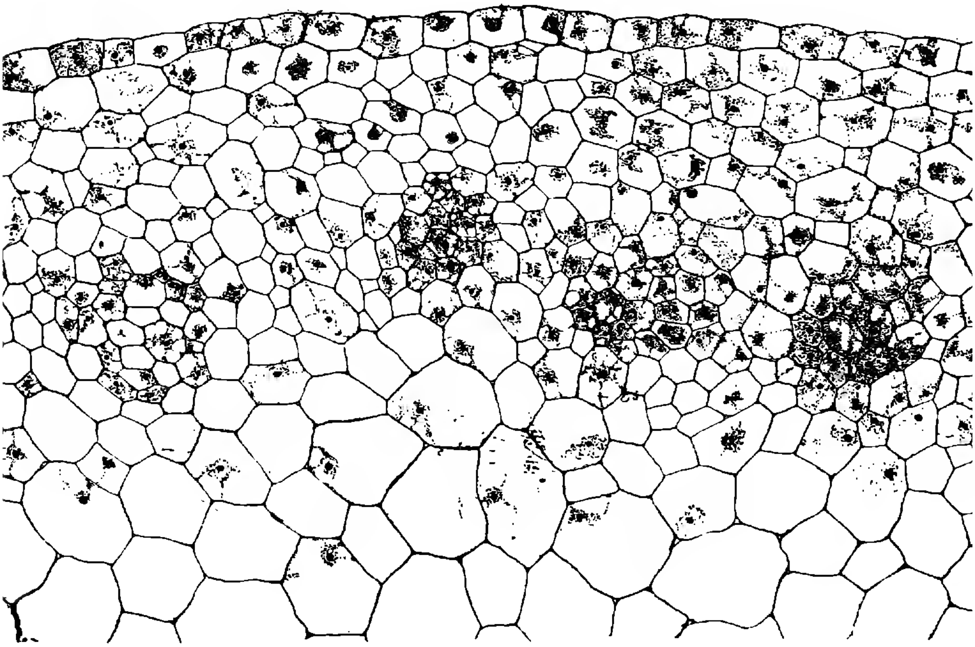


Рис. 4. Поперечный срез близ точки роста у 10-дневного растения псковского льна. На рис. видны четыре прокамбиальных пучка в различной стадии диференциации.

а содержание изъято, в то время как последнее в значительной доле определяет собою то представление о прокамбиальных пучках, с которыми связано понятие дальнейшей диференциации тканей.

Молодые проростки десятидневных растений характеризуются наличием первичной меристемы, находящейся в еще большей степени диференциации по сравнению с предыдущей стадией. Отметим те элементы, которые мы наблюдаем на поперечном срезе (рис. 5). Прежде всего мы видим, что эпидермис молодого стебля хорошо развит. Иногда он содержит крахмал. Клетки коровой паренхимы многослойные, часто образуют межклетники. Содержимое клеток кроме протоплазмы и ядер заполнено пластидами и крахмальными зернами. Это первое кольцо первичной меристемы (рис. 5, I), включающее в себе однородную ткань коровой паренхимы. Далее мы видим хорошо обособленный однослойный эндодермис, за которым следует второе кольцо первичной меристемы (рис. 5, II), перикамбий или перицикл, также еще весьма однородной и мало диференцированной ткани. Более диференцировано третье кольцо (рис. 5, III). Здесь среди однородной меристематической ткани ясно выделяются первые спиральные и кольчатые сосуды в виде небольших хорошо заметных участков по 2-3 сосуда, расположенных цепочками. Наконец, отметим четвертую, последнюю, зону, а именно меристему сердцевины с сильно развитыми по своим размерам клетками. Первичная меристема коры и сердцевины стебля льна в процессе дальнейшего метаморфоза или совершенно исчезает (облитерируется), как это имеет место у сердцевины, или же нацело сохраняется в виде более или менее измененных по своим размерам клеток коры. Иную картину в процессе дальнейшего роста представляют второе и третье кольцо первичной меристемы, т. е. перицикл (перикамбий) и прокамбий. Здесь развертываются все процессы, в конечном счете ведущие к созданию и формированию основных тканей центрального цилиндра. Эти два кольца первичной меристемы можно объединить в понятие сосудистой или васкулярной меристемы, рассматривая последнюю как первичную меристему центрального цилиндра. Граница ее в будущем бывает хорошо очерчена в периферической части однорядным слоем эндодермиса, а в центральной части разобщенным кольцом кольчатых и спиральных сосудов (метаксилемы).

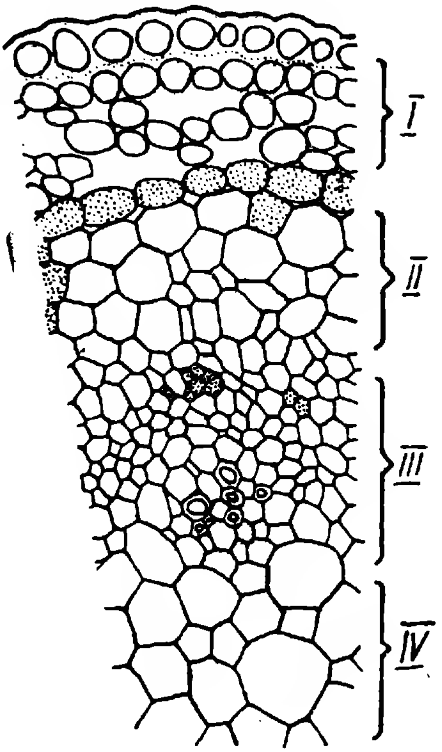


Рис. 5 Поперечный срез в середине первого междоузлия 10-дневного растения средиземноморского льна. I—кора, II—перицикл, III—участок васкулярной меристемы, из которой диференцируется ксилема, и IV—сердцевина. На границе перицикла и коры хорошо заметен однослойный эпидермис, заполненный крахмальными зернами. В кольце васкулярной (сосудистой) меристемы видны первые спиральные сосуды (элементы метаксилемы).

Анатомическая картина у просмотренных нами типов льна в стадии десятидневных проростков, как уже отмечалось выше, весьма однородна. Принципиальные различия заключаются, главным образом, в степени развития отдельных групп первичных сосудов в кольце первичной меристемы. В этом отношении наиболее резко выделяется II-й тип, опережая в своем развитии остальные типы. В то время как молодые стебли средиземноморского льна имеют группы от 3 до 6 первичных сосудов, расположенных цепочками в 2-3 ряда, другие типы, как, например, азиатские и абиссинские кудряши, не имеют в аналогичных местах ни одного сосуда.

Группы первичных сосудов в этой фазе развития представляют не что иное как метаксилему сосудистого пучка. В соответствии с участками метаксилемы закладывается и первичная флоэма в виде группы клеток, густо заполненных содержимым. Как правило, в стебле льна участков первичной флоэмы бывает значительно больше, нежели участков первичной ксилемы, но способность их к дальнейшему формированию значительно слабее. Отмеченные участки первичной ксилемы и флоэмы являются наиболее диференцированными элементами сосудистого пучка в развивающемся листовом следе на данной фазе.

Дальнейший метаморфоз тканей изображен на рис. 9 и 10. На этих рисунках показано строение молодых стеблей в возрасте 20 дней (рис. 6—8); для сравнения взяты два типа: средиземноморец (2-й тип) и бухарец (11-й тип).

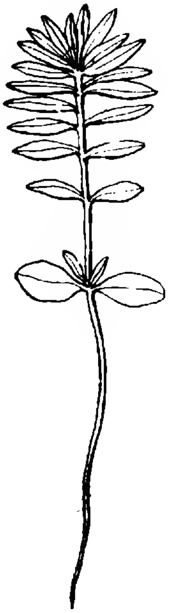


Рис. 6. Морфология 20-дневного растения — тип 2-й.

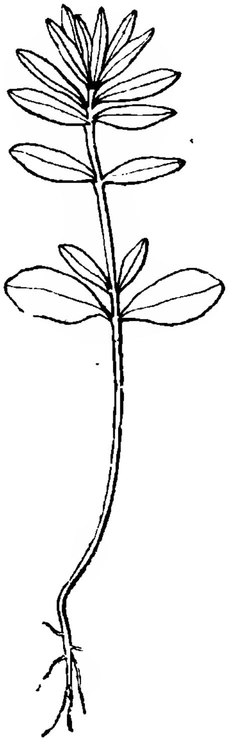


Рис. 7. Морфология 20-дневного растеиия—тип 11-й.

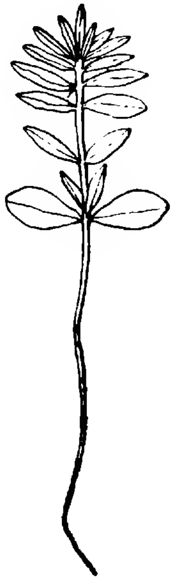


Рис. 8. Морфология 20-дневного растения—тип 20-й.

Изменения, происшедшие за этот период, настолько велики, что мы вправе говорить о формировании новых тканей, доселе отсутствующих в кольце васкулярной меристемы. Эти изменения наиболее ярко выявлены в периферических частях меристемы, и к ним в первую очередь относится образование замкнутого кольца вторичной ксилемы и появление первого слоя лубяных волокон в перицикле. Эту фазу в развитии некоторых типов можно считать началом формирования центрального цилиндра, т. е. появления тех основных тканей, из которых и слагается структура льняного стебля.

В кольце васкулярной меристемы весьма рано обособляются сосудистые пучки и вместе с ростом стебля и развитием листа в самостоятельный орган претерпевают дальнейший метаморфоз.

Так называемое „кольцо утолщения“ Санио или прокамбиальное кольцо Костычева к этому моменту утрачивает черты, свойственные меристематической ткани, и обособляется, с одной стороны, в элементы вторичной ксилемы, а с другой, в клетки камбия в виде сплошного кольца и элементы флоэмы. Этот сложный процесс метаморфоза мало изучен, и нет достаточно четкого обоснования, например, явлению утолщения и одревеснения клеточных стенок, а также обособлению некоторой части клеток камбия. Костычев (1917) считает, что „образование и диференцировка элементов древесного кольца представляют собой совершенно отдельные физиологические процессы роста“. Он дает следующее толкование этому процессу. „Образование древесины происходит чрезвычайно рано, но отложе-

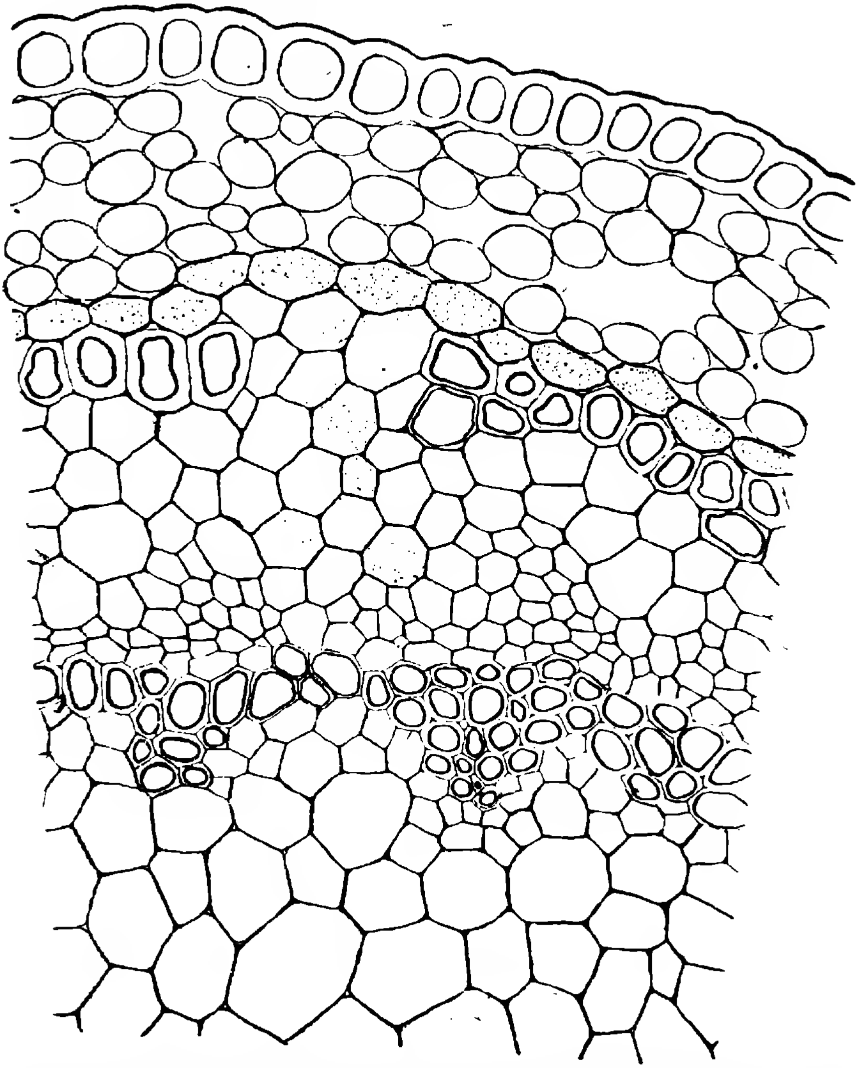


Рис. 9. Поперечный срез 20-дневного растения средиземноморского льна. На этой стадии развития происходит образование сплошного кольца вторичной ксилемы и, одновременно с этим, возникновение лубяных волокон из перицикла.

ные элементы, за исключением спиральных и кольчатых „первенцев“, долгое время остаются без всякого дальнейшего изменения; наконец, точно по какому-то сигналу, данному законами гармоничности развития, происходит быстрая и окончательная диференцировка древесинных элементов“ (стр. 104).

Такое объяснение не дает ответа на поставленные вопросы. Объяснить происходящие процессы законами „гармоничности развития“, сославшись на какой-то „сигнал“, по которому происходит это развитие, далеко не достаточно. Другие авторы дают более реальное

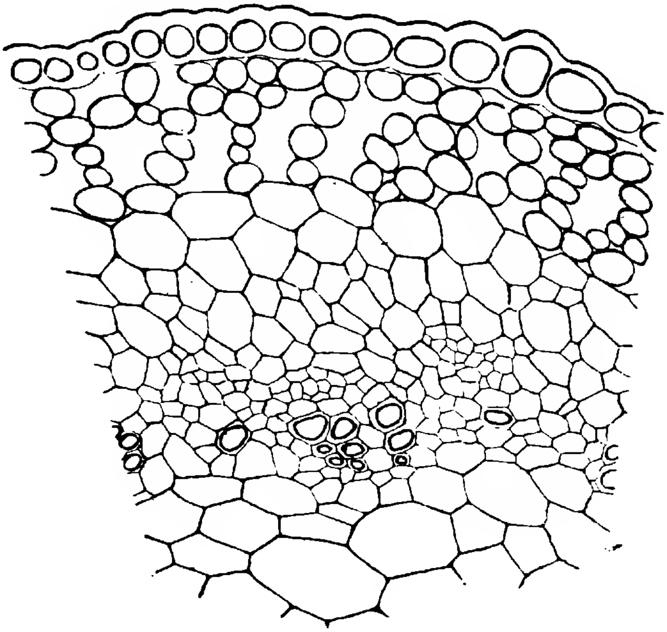


Рис. 10. Поперечный срез стебля горно-бухарского льна на той же стадии развития, что и предыдущий тип (рис. 9). Лубяных волокон и сплошного кольца вторичной ксилемы здесь еще нет.

обоснование сущности этого процесса, в основе своей сводящееся к деятельности листьев. Так Александровы (1932) пишут, что „развертывание и рост листьев являются побуждающей причиной к образованию древесины“ (стр. 24). Последнее доказано целым рядом экспериментальных работ многих авторов: Иоста (Iost), Симона (Simon), Винклера (Winkler) и др. (см. Александровы).

В кольце васкулярной меристемы в районе деятельности листовых следов камбий обособляется весьма рано. На поперечных срезах можно наблюдать вслед за оформлением метаксилемы усиленное деление меристематических клеток в тангентальном направлении, но в промежутках между сосудистыми пучками долгое время сохраняются перемычки из меристемы. Сплошное кольцо камбия в стеблях льна образуется у различных типов неодновременно. В некоторых льнах, как, например, у кудряшей из Азии, Абиссинии, несмотря на наличие вполне сформировавшихся листьев, камбий хорошо выявлен лишь в районе сосудистых пучков, не образуя в этот период разви-

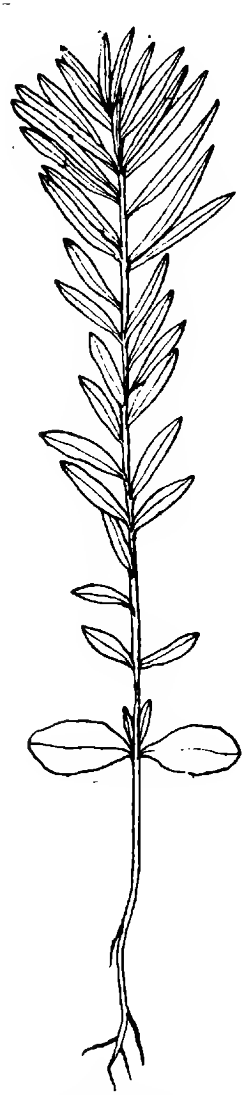


Рис. 11. Морфология 30-дневного растения—тип 2-й.

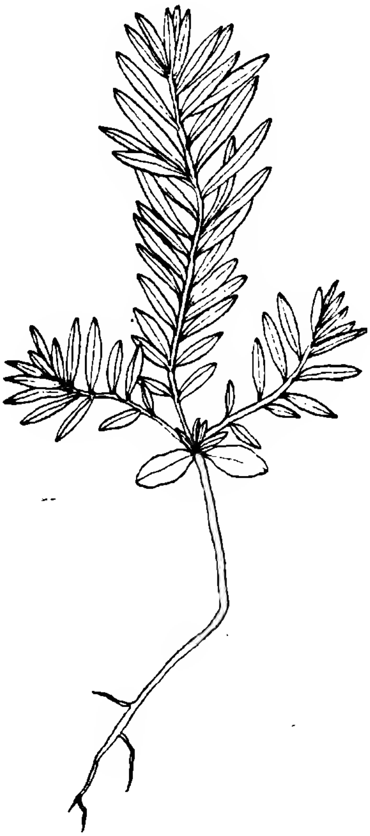


Рис. 12. Морфология 30-дневного растения—тип 1-й.

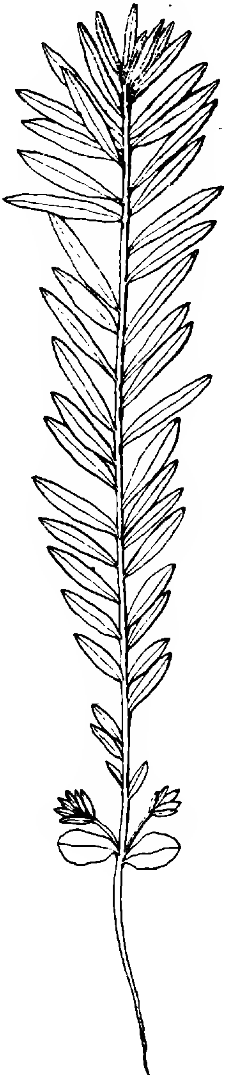


Рис. 13. Морфология 30-дневного растения—тип 20-й.

тия сплошного камбиального кольца. Следовательно причина развертывания камбиальной деятельности лежит в самом характере распространения раздражений от листа. „Вообще же“, пишут Александровы, „следует признать, что причины разнообразия деятельности камбия и до сих пор еще темны. И мы позволяем себе примкнуть к воззрениям Иоста и его последователей, полагающих, что причиною деятельности камбия являются раздражения материального или кинетического характера, т. е. специальные раздражители определенного назначения. Пусть эти вещества будут гормонами или подобными им веществами, науке в будущем предстоит разобраться в характере интересующих нас раздражений“ (стр. 26). Несмотря на всю гипотетичность такого объяснения мы все же должны признать,

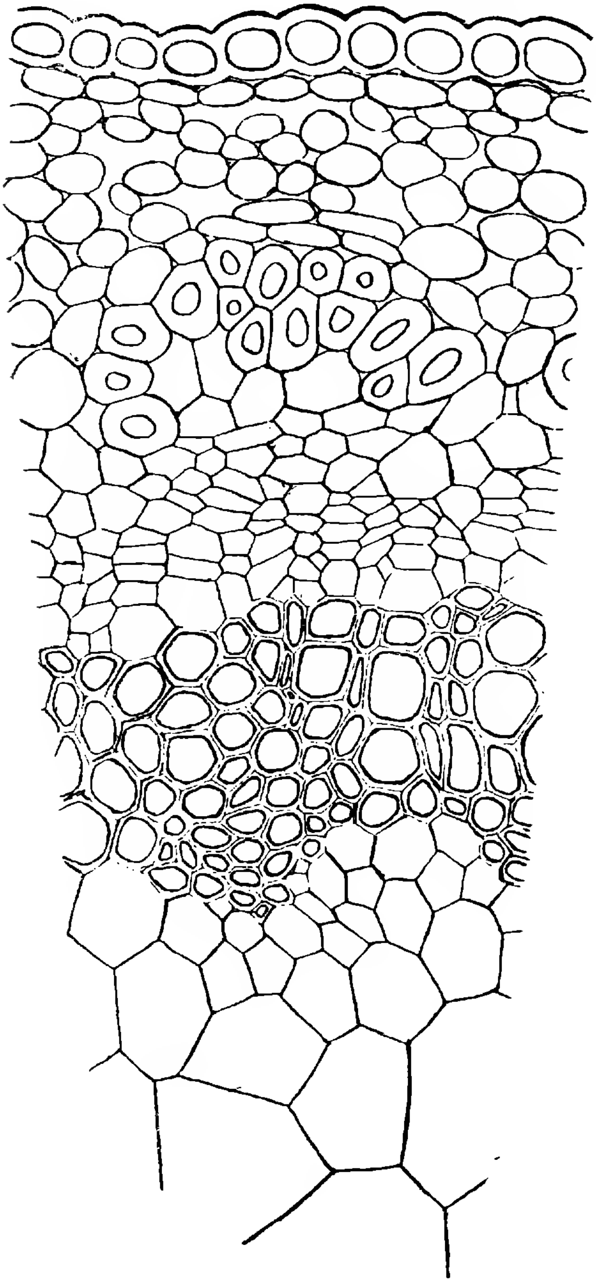


Рис. 14. Поперечный срез стебля 30-дневного растения средиземноморского льна. Лубяные волокна хорошо выражены в виде лубяных пучков. В результате деятельности камбия вторичная ксилема сильно развита.

что лишь на основе такого толкования можно подойти к пониманию общих законов структурного метаморфоза.

Наиболее существенным моментом, определяющим собою характер структуры различных типов льна, является момент образования сплошного кольца вторичной ксилемы. Это тем более существенно, что и работа перицикла в смысле формирования лубяных волокон начинается в это же время. При этом, чем скорее происходит слияние сосудисто-волокнистых пучков друг с другом, тем быстрее пойдет процесс лубообразования. Таким образом, рассматривая типы льна под этим углом зрения, следует отметить, что способность к лубообразованию у различных типов не одинакова, и весьма важно то, что эта способность выявляется на первых фазах развития самого растения. Льны-долгунцы (типы 20-й и 22-й) и примыкающие к ним промежуточные (типы 16-й и 18-й) на этой стадии развития несут сплошное кольцо вторичной ксилемы с хорошо выявленными лубяными волокнами в перицикле. Не менее четко выражены лубяные волокна, а также и кольцо вторичной ксилемы, и у средиземноморского крупносемянного льна (тип 11-й). Резко отстают в развитии луба и древесины льны-кудряши (типы 5-й, 11-й и 23-й). Достаточно сравнить между собой рис. 9 и 10, чтобы убедиться в этом.

Рассмотрим дальнейший процесс формирования лубяных волокон и вторичной ксилемы на материале тридцатидневных растений.

К этому времени растения достигли значительного развития. Так, общая высота долгунцов и средиземноморцев колеблется в среднем около 15 см. Льны-кудряши — абиссинцы и бухарцы — отстают в росте и не превышают половины общей высоты вышеуказанных типов. Но характерная склонность кудряшей к ветвлению, вернее к образованию боковых стеблей у семядолей, в этот момент выявляется в достаточной степени (рис. 11, 12 и 13).

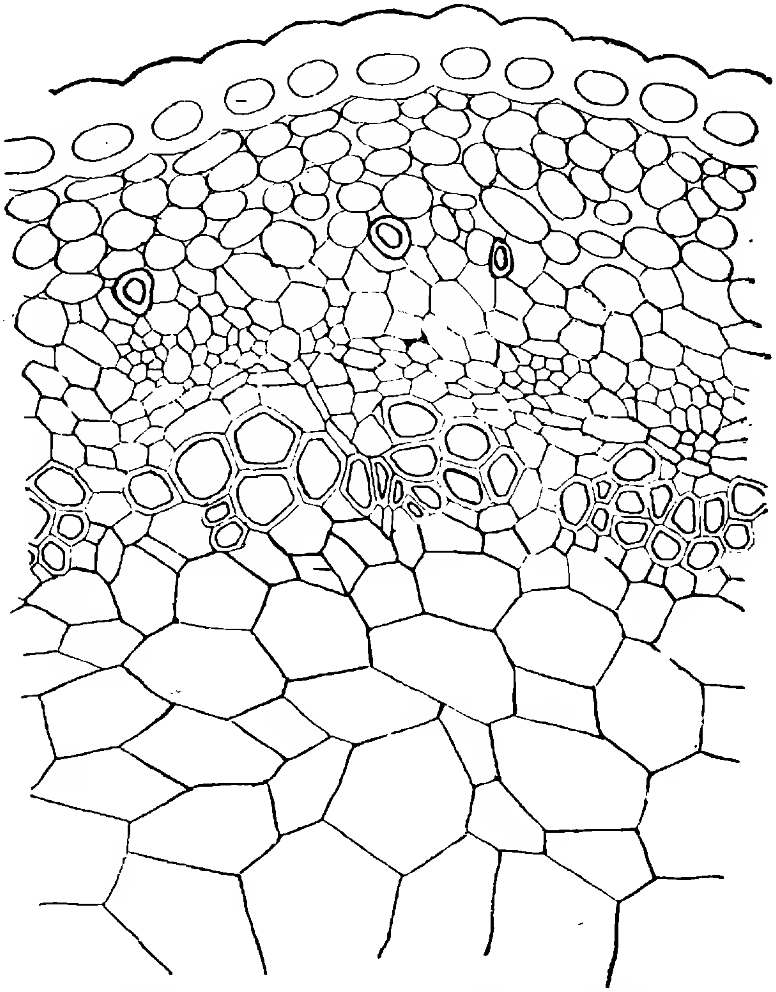


Рис. 15. Поперечный срез стебля абиссинского льна (фаза развития та же, что и на рис. 14). Лубяные волокна еще не диференцированы; слияния сосудисто-волокнистой системы в общий массив центрального цилиндра не произошло.

В соответствии с общим (морфологическим) развитием идет и процесс структурного метаморфоза стеблей. Сравнивая между собою рис. 14, 15, 16 и 17, изображающие срезы, сделанные на половине общей высоты стебля, мы видим, что развитие анатомических элементов у различных типов продвинулось различно. При этом еще раз можно отметить зависимость в характере образования лубяных волокон от образования сплошного кольца вторичной ксилемы. Приводимые рисунки демонстрируют как бы различные стадии анатомической структуры одного и того же растения. В то время как тип 2-й и 20-й (рис. 14 и 17) образовали солидные массивы вторичной ксилемы

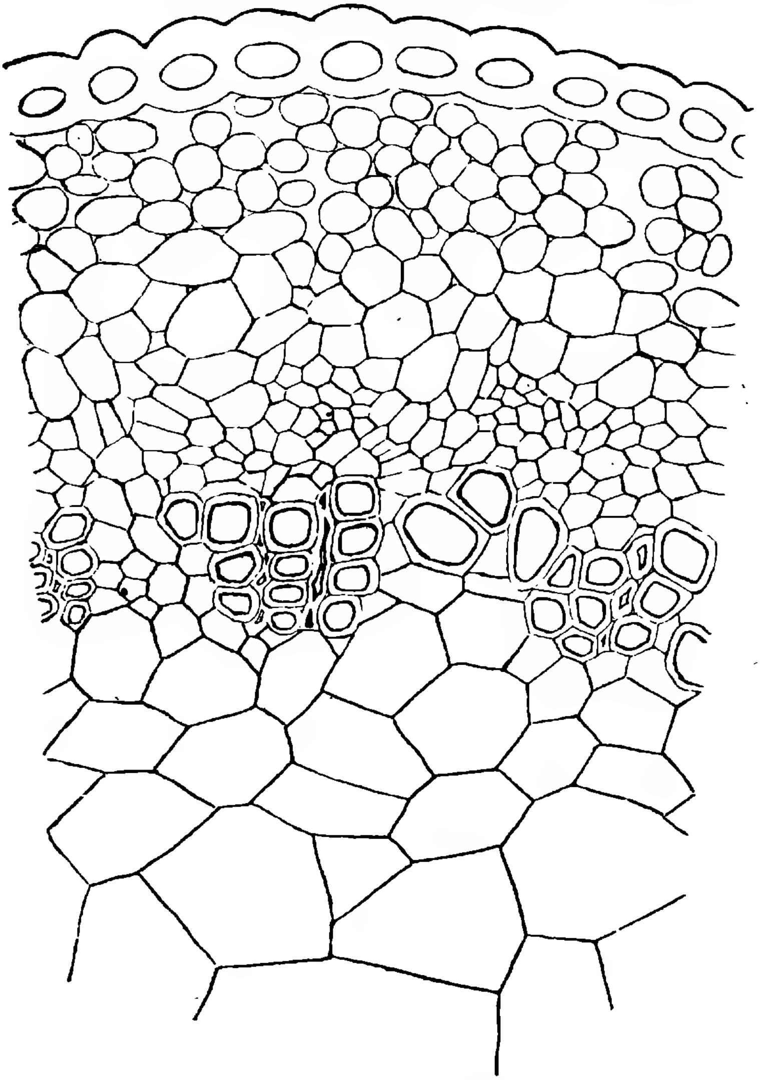


Рис. 16. Поперечный срез стебля горно-бухарского льна на той же стадии развития, что и предыдущие два типа (рис. 14 и 15). Общее развитие структуры стебля лучше, чем абиссинского. Здесь уже имеются лубяные волокна в перицикле.

и луба, тип 5-й (рис. 16) имеет лишь несколько отдельно разбросанных лубяных волокон и слабо сомкнутый массив вторичной ксилемы, а тип 11-й (рис. 15) на той же самой высоте имеет еще тонкостенные клетки перицикла и кольцо вторичной ксилемы, разобщенное широкими сердцевинными лучами. Такой характер формирования основных анатомических элементов свидетельствует о различной природе самих типов, у которых энергия лубообразования и камбиальная деятельность резко различны. Повидимому, причина этого различия в значительной степени сочетана с развитием боковых стеблей, идущих от семядолей.

Итак в возрасте 30 дней наблюдаются следующие взаимоотношения между типами: льны-кудряши — бухарец и абиссинец — теперь резко отличаются от марокканского льна и долгунца. К этому времени долгунец успевает уже настолько мощно развить лубяные волокна, а также ксилему, что становится почти на один уровень со средиземноморцем. Различия между ними на этой стадии развития уже небольшие: так, волокна у долгунца несколько крупнее, полости их больше. У марокканца волокна к этому времени местами уже

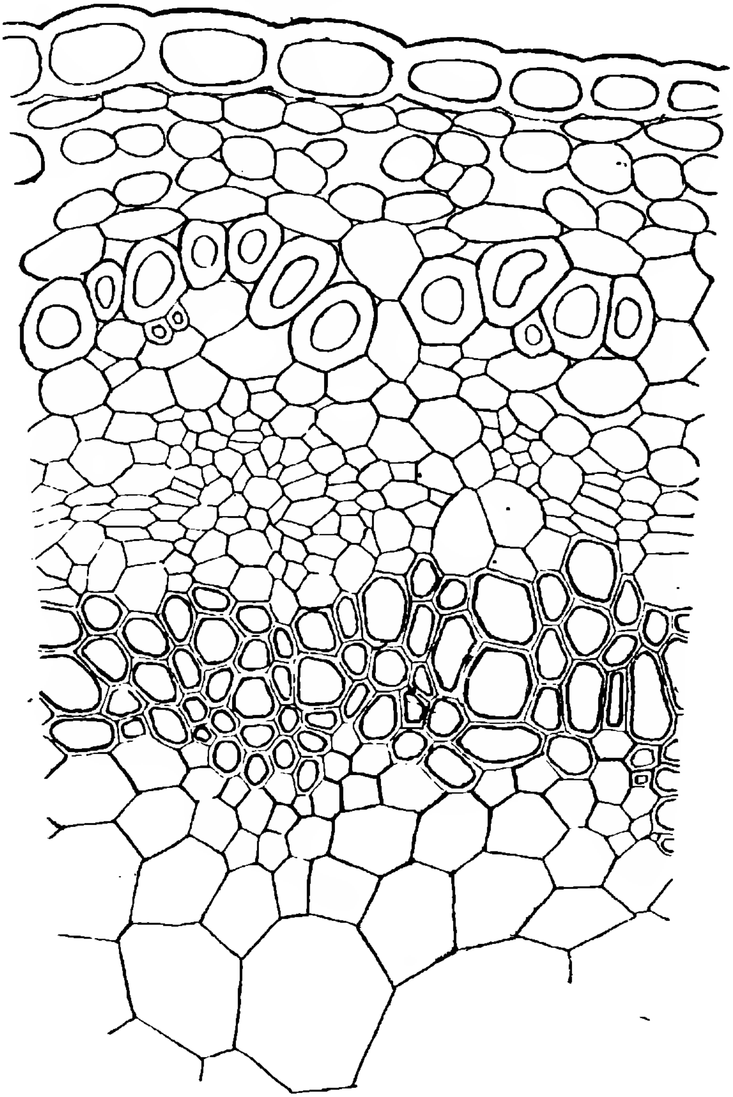


Рис. 17. Поперечный срез псковского льна-долгунца на той же стадии развития, что и предыдущие три типа (рис. 14, 15, 16). Лубяные волокна хорошо выражены, вторичная ксилема сильно развита.

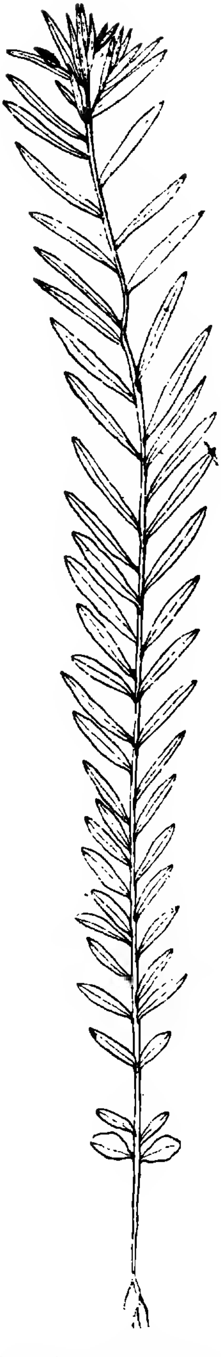


Рис. 18. Морфология 40-дневного растения—тип 2-й.

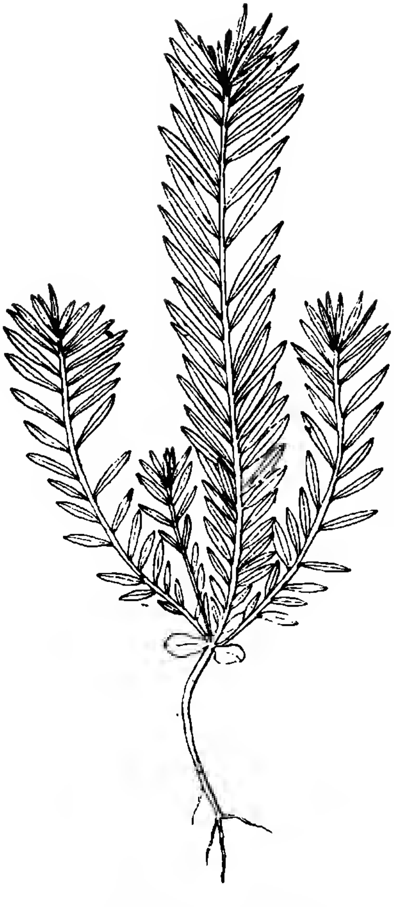


Рис. 19. Морфология 40-дневного растения — тип 11-й.

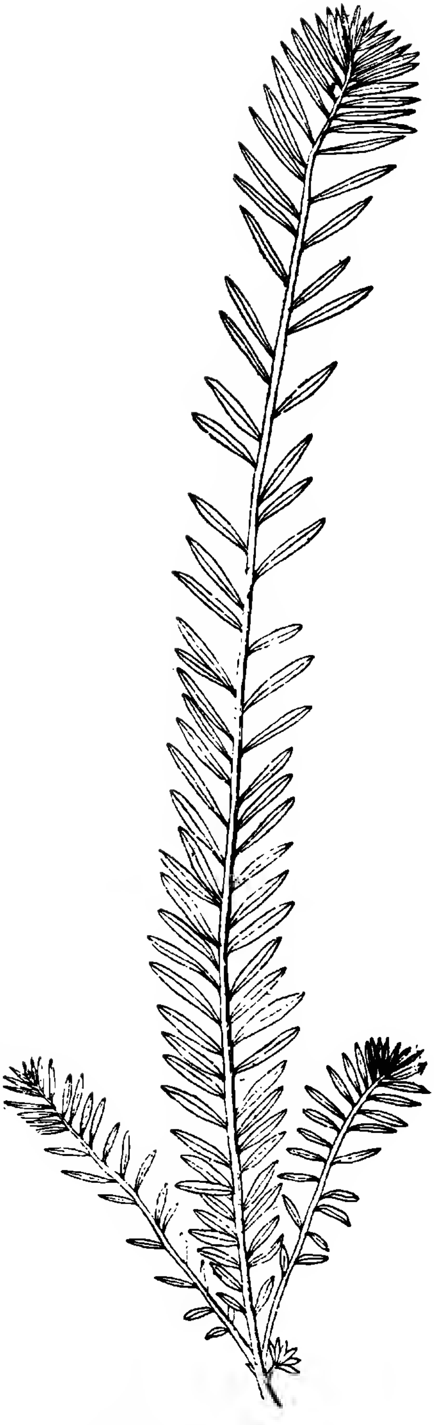


Рис. 20. Морфология 40-дневного растения — тип 20-й.

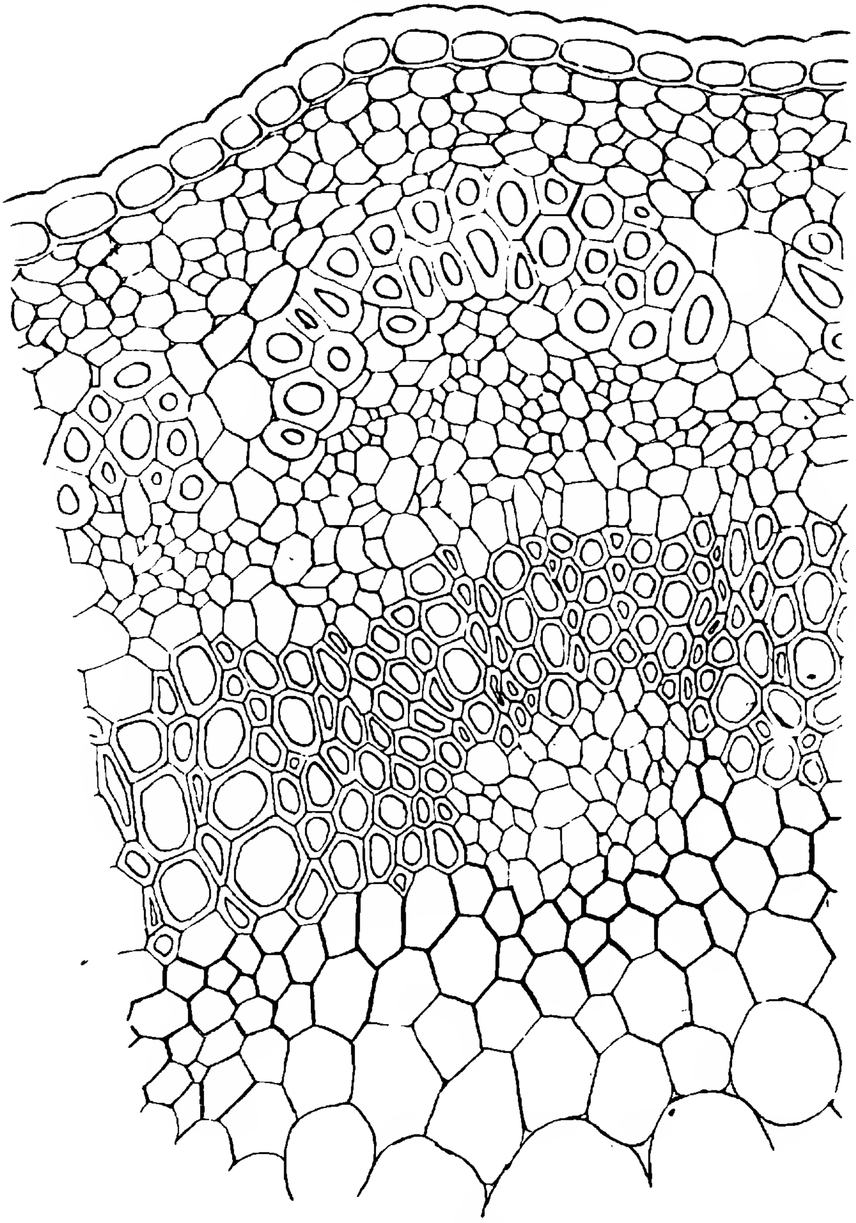


Рис. 21. Поперечный срез стебля на половине общей высоты в стадии 40-дневных растений у средиземноморского льна—тип 2-й.

успевают расположиться в 2 и даже в 3 ряда, у псковского льна они располагаются однослойными, изредка двухслойными рядами. Кудряши в этой стадии развития резко отстали. У абиссинца волокна продолжают оставаться единичными, у бухарца они еще не появились. Их ксилема по мощности развития резко уступает и долгунцу и марокканцу.

Говоря, с одной стороны, о способности к лубообразованию, а с другой — о камбиальной деятельности образовательных тканей центрального цилиндра, мы должны иметь в виду, что сравнение

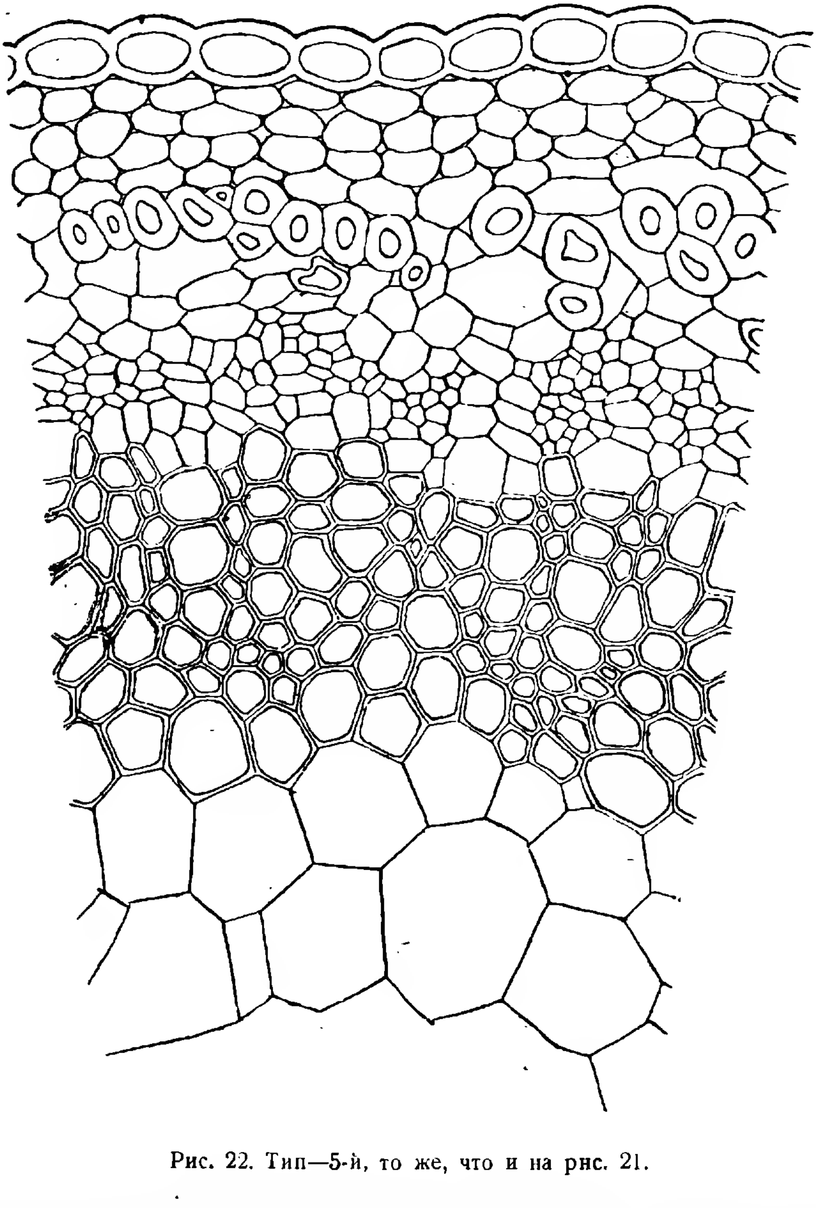


Рис. 22. Тип—5-й, то же, что и на рис. 21.

в этом отношении различных типов по срезам на определенной высоте является делом весьма трудным. Строго говоря, такое сравнение применимо лишь к одним и тем же или близким типам, энергия роста которых более или менее одинакова. Но как только мы берем резко различные типы, то сразу же встречаемся с иным характером формирования центрального цилиндра. Срезы, сделанные на половине общей или какой-либо другой высоты стебля, будут давать лишь относительную характеристику формирования тканей у различных типов, поскольку энергия роста их не одинакова. Эти различия проявляются еще в большей степени при дальнейшем росте.

Четвертая проба, взятая в возрасте 40 дней, относится к тому периоду, когда лен начинает образовывать первые бутоны перед цветением. В этот момент развитие растений характеризовалось следующим: псковский лен достиг высоты около 38 см, марокканский—около 30 см, а кудряши—бухарский и абиссинский—были высотой от 12 до 18 см (см. рис. 18, 19 и 20).

Соотношение типов в смысле формирования их луба и древесины в общих чертах остается таким же, как и на предыдущей ста-

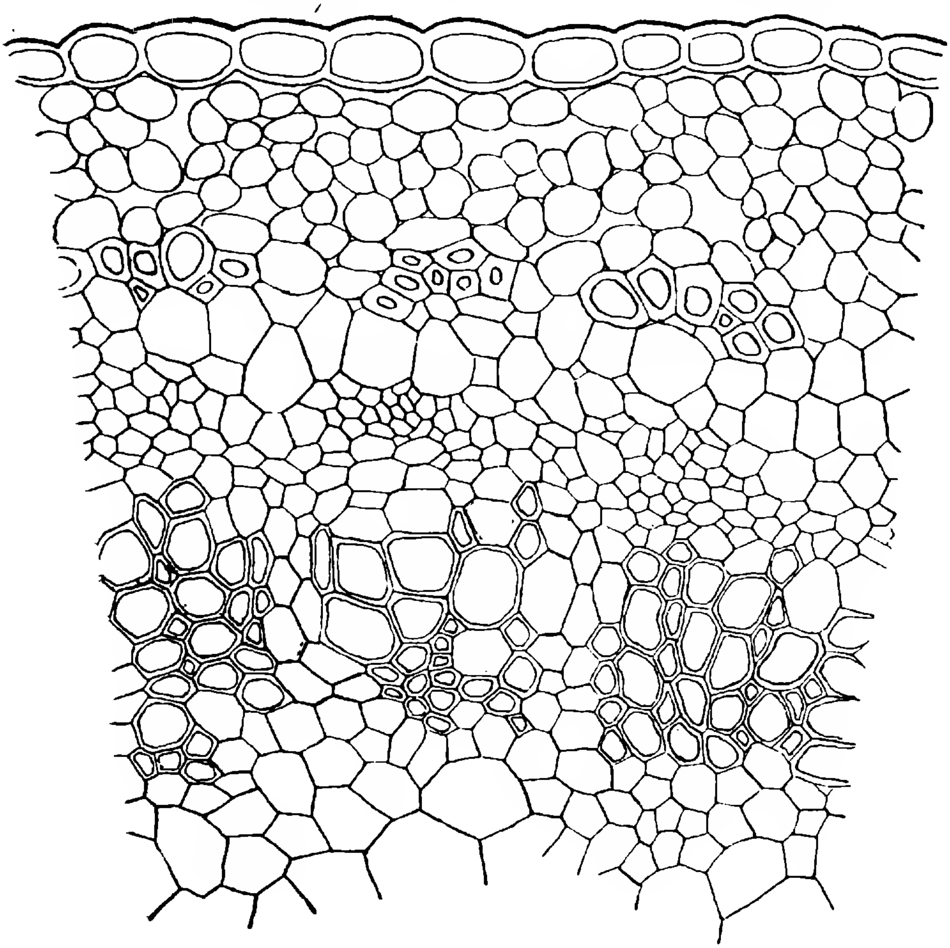


Рис. 23. Тип—11-й; то же, что и на рис. 21.

дии. Наблюдаются две резко обособленные степени развития. Так, число волокон у марокканца еще продолжает оставаться бо́льшим, чем у долгунца, и вторичная ксилема первого сильнее развита, чем у второго (рис. 21 и 24). Кудряши в это время резко отстают в своем развитии. Абиссинец образует слой лубяных волокон, расположенных преимущественно в один ряд, а на некоторых срезах имеет лишь отдельные лубяные волокна и не всегда сомкнутую вторичную ксилему (рис. 22). Бухарец (рис. 23) имеет большее число волокон, оформившихся в отдельные пучки; при этом элементарные волокна не равномерно развиты—наравне с волокнами большого диаметра встречаются весьма мелкие. Да и вообще величина их значительно уступает волокнам долгунцов и кудряшей. Вторичная ксилема хотя и сильно развита, но не всегда сомкнута в общий массив.

Итак к моменту бутонизации все рассмотренные нами типы на половине общей высоты стебля имеют все анатомические элементы, свойственные вполне развившимся растениям. При этом наибольшему метаморфозу, как отмечалось выше, подвержено кольцо васкулярной или сосудистой меристемы. В результате изменений, происходящих в процессе роста, мы имеем почти сформировавшийся центральный цилиндр, структура которого, в основе своей, слагается из продуктов перицикловой и камбиальной деятельности. Следует отметить, что чем сильнее, энергичнее деятельность камбия, тем слабее идет процесс лубообразования. Это положение разработано и теоретически обосновано в работе Александрова, Абесадзе, Нассонова и Яковлева (1932). На примерах исследуемых нами типов мы лишний раз убеждаемся в этом. Так, сравнивая между собой рис. 21—24, мы видим, что абсолютное увеличение анатомических элементов

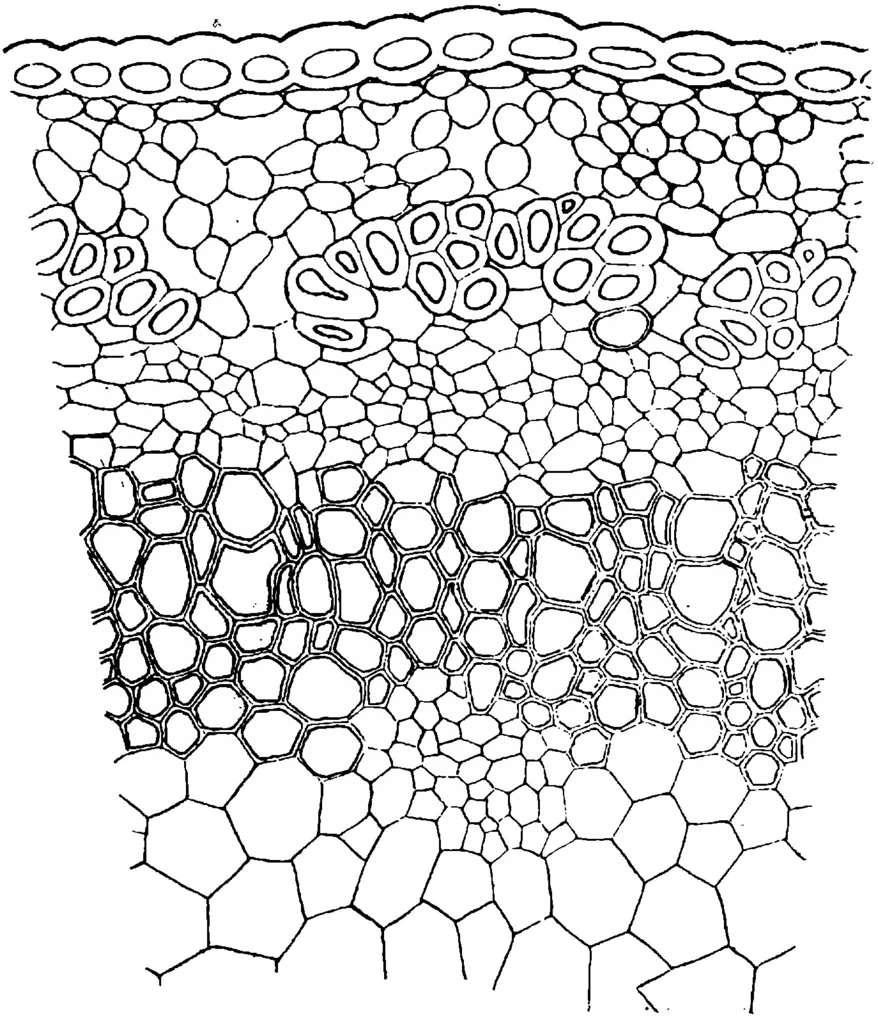


Рис. 24. Тип—20-й; то же, что и на рис. 21.

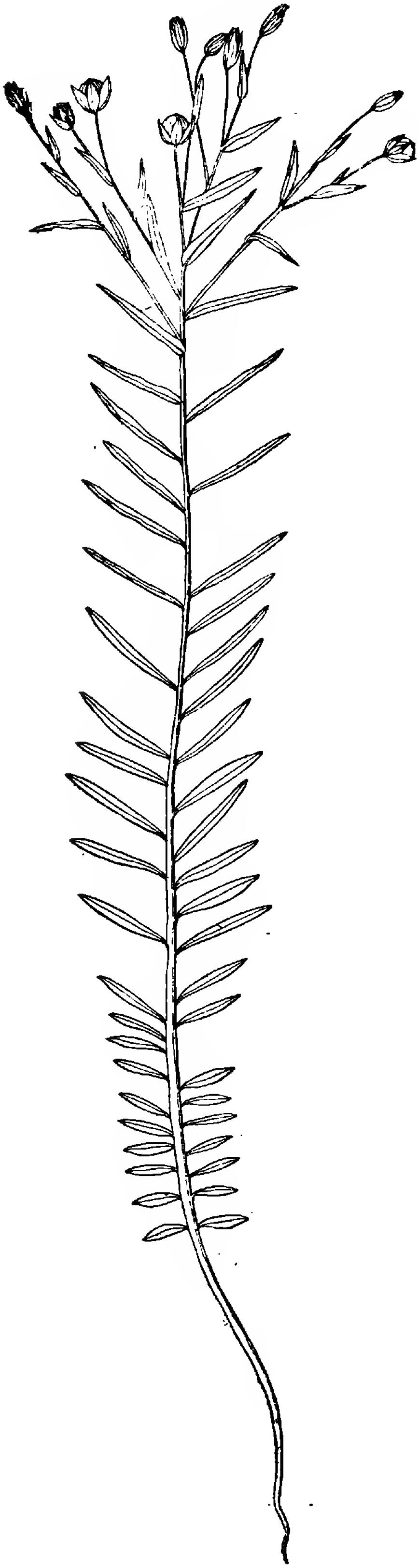
идет в таком порядке: наибольшее у марокканского льна, затем у псковского долгунца и наименьшее у абиссинца и бухарца. Если же взять число элементов вторичной ксилемы в отдельном сосудисто-волокнистом пучке, возникших в результате деятельности камбия, и сравнить их с числом клеток лубяных волокон, то соотношение между ними будет следующее:

тип 2-й марокканец	1:2,4
„ 20-й псковский	1:3,0
„ 11-й бухарец	1:4,5
„ 5-й абиссинец	1:5,0

За единицу здесь принято число лубяных волокон, сформировавшихся в перицикле. Таким образом мы видим, что у некоторых типов отношение числа волокон к числу элементов вторичной ксилемы или, другими словами, отношение перицикловой и камбиальной деятельности для различных типов резко различно. Это различие не случайно, а закономерно проходит в течеиие всего периода развития растений, начиная с первых моментов формирования центрального цилиндра и кончая вполне готовыми, закончившими свою вегетацию, стеблями. Если мы будем просматривать срезы, идя от апикальной к базальной части стебля, то эта зависимость будет проявляться еще в большей степени. Так, у основания стебля камбиальная деятельность, в отличие от деятельности перицикла, выявлена в высшей степени четко и определенно. При этом образование элементов вторичиой ксилемы происходит весьма быстро. Процесс утолщения и одревеснения сосудов вторичной ксилемы наступает не сразу после деления камбиальных клеток, а спустя некоторый промежуток времени, в течение которого возникает от 4 до 5 вновь отложенных элементон вторичной ксилемы независимо от того, будут ли это сосуды, либриформ или клетки сердцевинных лучей. Известно, что элементов флоэмы откладывается очень ограниченное число и следовательно увеличение центрального цилиндра у основания стебля идет главным образом за счет камбиальной деятельности, за счет увеличения элементов древесины. Таким образом структура базальной части льняного стебля независимо от типа обычно представлена сильно развитым массивом вторичной ксилемы и в соответствии с этим хорошо выраженной работой камбия, направленной главным образом в сторону образования древесины. Элементы флоэмы и вообще продукты деятельности перицикла малочисленны и слабо развиты. Лубяные волокна тянутся в один, изредка три ряда, с широкими внутренними полостями. Клетки коры, также немногочисленные, обычно расположены в 2-4 ряда и слегка вытянуты в тангентальном направлении. Еще более вытянуты в том же направлении клетки эндодермиса и эпидермиса. Увеличение размеров клеток в тангентальном направлении обусловлено вторичным ростом стебля (см. Таммес, 1907).

Структурные различия базальной части стебля у различных типов льна выявлены не так резко, как в более верхних частях стебля. Здесь наиболее интересным моментом является момент образования утолщений в либриформе, по химической природе своей весьма близких к лубяным волокнам. Подобного рода отложения были уже описаны Яковлевым (1934), в связи с вопросами качественной характеристики волокна льняных стеблей.

В данном случае для нас важен факт раннего появления такого утолщенного либриформа у многих типов и в первую очередь у наи-



более сильно развитых в морфологическом и анатомическом отношении (тип 2-й, 18-й, 20-й и др.). Льны малоазиатские и абиссинские, как наиболее слабо развитые в этой фазе, еще не имели утолщенного либриформа. Следующая, а затем и все дальнейшие стадии развития, вплоть до полного созревания, имели обычно в базальной части стебля в той или иной степени отложения „клетчатки" в либриформе. И нам кажется, что этот вопрос связан не только с патологическими повреждениями стебля, но также в не меньшей степени с условиями произрастания самих льнов. Льны-долгунцы на севере могут и не иметь утолщенного либриформа, в то время как на юге мы будем всегда находить его.

Через 50 дней после появлений всходов поперечные срезы стеблей льна имеют вид срезов льна, почти годных для использования на волокна.

На этой стадии развития марокканский лен достиг высоты 35—38 см и имел в метелках соцветия первые завязавшиеся коробочки и довольно много бутонов и зачатков их (рис. 25).

Пучки волокон у марокканца хорошо сформировались, около пучков наблюдаются отдельные клетки еще неиспользованного перицикла. Это обстоятельство указывает на его способность и дальше повышать количество волокна. На этой стадии осуществляется очень хорошее количественное соотношение между лубом и древесиной.

Псковский лен достиг к тому же времени высоты 77 см, так же успел завязать коробочки, как и марокканец, и даже в несколько большем количестве. Все растения дают добавочные стебли, по одному, а иногда и по два. На всем облике растения конечно сказались условия, среди которых оно выращива-

Рис. 25. Морфология 60-дневного растения—тип 2-й.

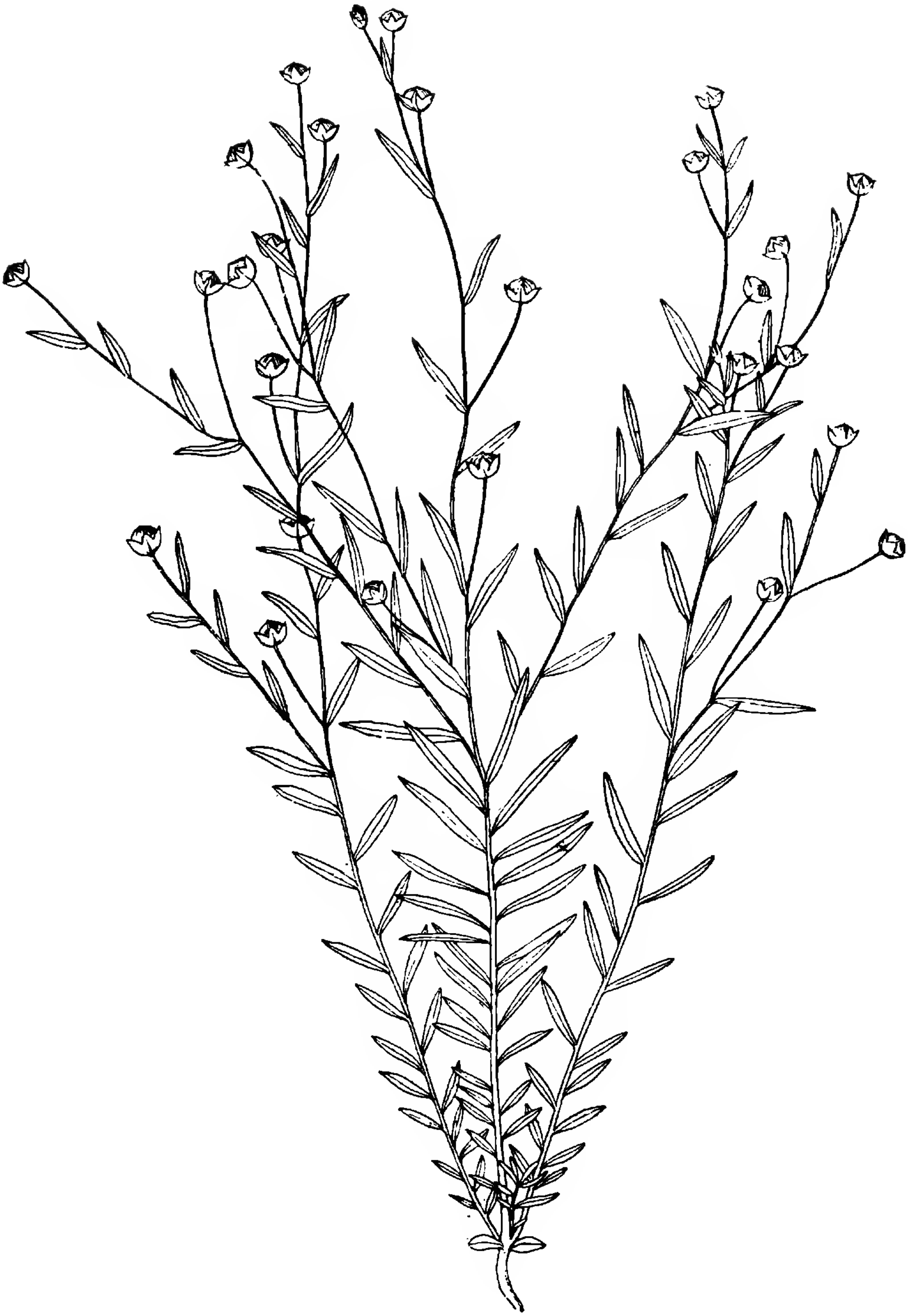


Рис. 26. Морфология 60-дневного растения—тип 11-й.

лось, условия, необычные для долгунца и неблагоприятные для хорошей выраженности его качеств, как прядильного растения. Но все же и в таких условиях он дает хорошо сформированные пучки луба.

Сравнивая марокканский и псковский лен на этой стадии развития, отмечаем несколько различную группировку лубяных волокон. Псковский лен образует более или менее ровное по ширине кольцо волокнистых пучков, с небольшими перерывами. Марокканец имеет более извилистую волнообразную линию очертания кольца, обращенную к эпидермису, причем перерывы между пучками более резко выражены. Как у псковского, так и у марокканского льна встречаются волокна с широкими внутренними полостями, но они единичны.

Главный стебель льна из Киевской губ. достиг к описываемому сроку высоты в 50 см, а боковые—15—20 см. На главном стебле бутоны хорошо развились и накануне распускания. На боковых стеблях бутонов еще нет. Лубяные волокна уже сгруппировались в волокнистые пучки, расположенные в кольцо. Часто встречаются во-

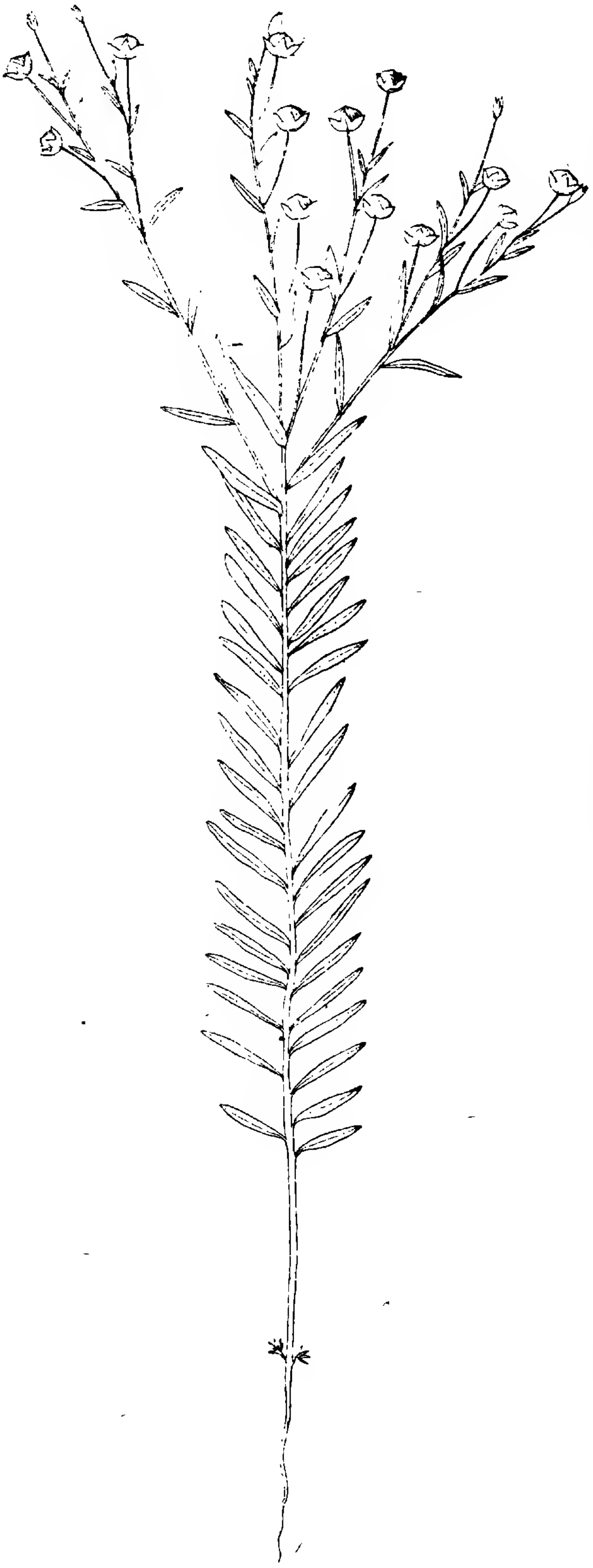


Рис. 27. Морфология 60-дневного растения — тип 20-й.

локна с большими полостями. Вокруг пучков много клеток неиспользованного еще перицикла. Волокна образуют большей частью 2, реже 3 ряда, рядом с которыми расположены еще формирующиеся волокна и клетки перицикла.

Высота калганского (промежуточного типа) пятидесятидневного льна достигала 45 см. Его боковые стебли, которые он образует в большем числе, нежели киевский, были высотой 25, 32, 55 см, а более низкие—10 и менее см.

К этому времени промежуточный лен успел уже образовать расположенные кольцом пучки. При этом волокна, образовавшие пучки, расположились в 3 и местами в 4 ряда. Но все они обладают очень большими полостями, и сами пучки рыхлы. Среди клеток луба встречаются клетки неиспользованного перицикла.

Типичные льны-кудряши — горнобухарский, а также абиссинский,—морфологически резко отличны от предыдущих. Ветвление у основания достигло значительных размеров. Боковые стебли, идущие от семядолей в числе от 3 до 5, сильно развиты и по своим размерам приближаются к главному стеблю. Следует отметить, что абиссинский лен развит слабее, нежели бухарский. Высота главного стебля у кудряшей достигает 30—33 см, а боковых 15—25 см. Количество бутонов весьма значительное. Встречаются вполне сформировавшиеся коробочки. Примерно с половины общей высоты стебля начинается ветвление. Это в значительной степени сказывается на развитии вторичной ксилемы, мощность которой сильно возрастает. Лубяные волокна представлены группами из двух-, изредка трехслойных, пучков. Лубяные волокна с широкими внутренними каналами. Свободных клеток перицикла почти не встречается.

Опишем в заключение структурные изменения у растений в конце вегетационного периода, т. е. у вполне зрелых стеблей. Это тем более целесообразно, что растения, начиная с пятой пробы, не обнаруживают ничего принципиально нового в своей структуре.

На поперечных срезах у основания стебля вторичная ксилема, как отмечалось выше, является основной тканью, слагающей структуру стебля. На долю коровой паренхимы, лубяных волокон и флоэмы приходится незначительная часть. Общее впечатление от просмотра сравнительно большого количества исследуемых нами типов льна в конце их вегетативного периода складывается как об однородных, слабо индивидуализированных по своей структуре растениях. Типовые различия у основания стебля слабо выявлены. Можно лишь говорить о большем или меньшем развитии древесины у тех или иных типов, а в соответствии с этим и о некоторых различиях в величине сосудов. Так, например, кудряши имеют более широкие сосуды, чем долгунцы. У большинства поперечных срезов, сделанных у основания стебля, независимо от типов мы находим в том или ином количестве утолщенный либриформ. Подметить определенную сопряженность отложения так называемой клетчатки в либриформе с какими-либо обстоятельствами у различных типов нам не удалось. Можно лишь указать, что кудряши в процессе своего развития скорее выявляют тенденцию к образованию утолщенного либриформа, нежели другие типы (долгунцы, средиземноморцы). Что же касается лубяных пучков, то последние, независимо от типа, представлены в базальной части двумя, изредка тремя слоями элементарных волокон часто неправильной, округлой формы с широкими внутренними каналами. Одревеснение срединных пластинок, а иногда и самих волокон явление довольно частое. Таково в общих чертах строение базальной части стебля. Иную картину мы имеем в средине стебля. Прежде всего благодаря деятельности перицикла лубяные волокна представлены хорошо развитыми лубяными пучками; вторичная ксилема слабее развита и, как правило, не имеет утолщенного либриформа. Типовые различия здесь выявлены в большей степени по сравнению с базисом стебля и в общей форме повторяют картину, описанную нами в предыдущей стадии, с той лишь разницей, что у стеблей, закончивших свою вегетацию, неиспользованного перицикла нет. Элементы последнего обычно к этому моменту почти нацело переходят в лубяные волокна. Следовательно процесс лубообразования продолжается весьма долго и заканчивается лишь в конце вегетационного периода. Резко выделяются в отношении развития вторичной ксилемы и лубяных пучков средиземноморские льны (тип 2-й). Прежде всего бросается в глаза хорошо выраженная раздельность сосудисто-волокнистых пучков в общем массиве центрального цилиндра. Это обстоятельство связано с характером внедрения листовых следов и описано в работе Александрова и Яковлева (1934). Для нас важно отметить хорошее соотношение в деятельности перицикла и камбия, в результате чего лубяные пучки бывают хорошо развиты. Нам кажется, что средиземноморские крупносемянные льны до сего времени недостаточно использованы селекционерами. Эти льны при наличии сильно выраженной деятельности перицикла могут явиться хорошим исходным материалом при гибридизации с долгунцами, при этом не исключена возможность получить высоковолокнистые и масличные льны одновременно.

Льны-долгунцы и промежуточные к концу вегетации приобретают структуру, в общих чертах весьма близкую к кудряшам (Горная Бухара). Условия произрастания сказываются не только в морфологии растений — в их нетвистости, толщине и т. д., но и в характере деятельности перицикла и камбия. Деятельность перицикла обычно угнетена, превалирует работа камбия, и в этом смысле льны-долгунцы приближаются по своей структуре к кудряшам.

В отношении структурных особенностей следует выделить льны абиссинского происхождения. Особенность их заключается в слабо выраженной деятельности как перицикла, так и камбия, этих двух основных источников, создающих структуру льняного стебля. В результате слабой деятельности перицикла лубяные пучки составлены из небольшого числа элементарных волокон, резко различных по своей величине, часто с широкими внутренними каналами и с одревесневшими стенками клеток. Отмеченная нами особенность абиссинских льнов характерна не только для зрелых стеблей, но также в не меньшей степени и для других более ранних стадий развития растений.

Заключение

В результате анатомического анализа развития основных типов *Linum usitatissimum* L. нам удалось установить некоторые структурные особенности, свойственные тому или иному типу.

В процессе своего развития различные типы льна претерпевают ряд структурных изменений, причем наибольшему метаморфозу подвергается кольцо васкулярной или сосудистой меристемы.

Диференциация меристемы конуса нарастания у молодых проростков льна наступает весьма рано и обычно связана с появлением прокамбиальных пучков. Дальнейший ход развития последних стоит в непосредственной связи с развитием листьев как органов, стимулирующих образование сосудисто-волокнистой системы стебля.

В создании структуры стебля принимают участие две основных образовательных ткани, находящихся в некотором антагонизме, а именно: перицикл и камбий. В результате деятельности перицикла создаются лубяные волокна. Характер образования последних, так называемая способность лубообразования, у различных типов не одинаков, и различие это начинает выявляться с ранних стадий развития растений. Так, льны-долгунцы (типы 20-й и 21-й) и примыкающие к ним промежуточные (типы 16-й и 18-й) в стадии десятидневных проростков несут сплошное кольцо вторичной ксилемы с хорошо выявленными лубяными волокнами в перицикле. Не менее четко выражен процесс лубообразования и у средиземноморцев (тип 2-й). Резко отстают в развитии луба льны-кудряши из Горной Бухары (тип 11-й) и еще в большей степени абиссинцы (тип 5-й).

Различная энергия перицикла есть явление прогрессивного порядка и в значительной доле характеризует собой процесс эволюции в пределах *Linum usitatissimum* L.

На примере рассмотренных нами типов по характеру формирования структуры стебля мы можем отметить две основных группы льнов, наиболее далеко ушедших в процессе эволюции: группу льнов-долгунцов и льнов-средиземноморцев.

Льны-кудряши менее прогрессивны по характеру своей структуры нежели льны-долгунцы. Здесь энергия перицикла угнетена деятельностью камбия, приводящей к созданию наиболее сильно выраженной деревянистой структуры стебля, с большим количеством утолщенного либриформа.

Переходным типом от льнов-кудряшей к льнам-долгунцам являются так называемые промежуточные льны, несущие в своей структуре черты той или другой группы.

Особо выделяются по характеру формирования стебля льны-абиссинцы. Здесь при наличии слабой деятельности перицикла также слабо выражена работа камбия. Характер развития стебля и соотношение между образовательными тканями (перицикл и камбий) ставят льны абиссинского происхождения в особую самостоятельную группу льнов.

Лаборатория анатомии растений
Всесоюзного института растениеводства.
Детское Село, 1934 г.

Литература

1. Александров и Александрова. О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Труды по прикл. бот., и селекц., сер. 3, 1932. — 2. Александров, Абесадзе, Нассонов и Яковлев. Принципы строения стебля лубо-волокнистых текстильных растений и методы его изучения. Труды по прикл. бот., ген. и селекц., сер. 3, 1932. — 3. Александров. Анатомия растений, 1933. — 4. Александров и Яковлев. Опыт сравнительно-анатомической характеристики различных типов льна *Linum usitatissimum* L. Труды по прикл. бот., ген. и селекц., сер. 3, 1934. — 5. Костычев. Строение и утолщение стебля двудольных. Журн. Русск. бот. о-ва, 5, 1920. — 6. Мельников. Сравнительная анатомия льна-долгунца в связи с процентом выхода волокна. Труды по прикл. бот., ген. и селекц., 1929. — 7. Тюрк. Сравнительная анатомическая характеристика костромского долгунца и северокавказского семенного льна. Сборник работ Сектора лубяных волокон. Центр. научно-иссл. ин-т текст. пром., 1932. — 8. Яковлев. Метод графического определения выхода волокна у льна. Труды по прикл. бот., ген. и селекц., сер. 3, 1932 — 9. Яковлев. К характеристике некоторых структурных особенностей льна-долгунца.

Социалист. растениеводство, № 11, 1934.— 10. Anderson. A microchemical study of the structure and development of flax fibers. Amer. Journ. Bot., 14, 1927.— 11. Chauveaud. L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. sci. nat. bot., ser. 9, 1911.— 12. Fiot. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. Revue générale de Botanique, 7—17—19, 1905.— 13. Herzog. Technologie der Textilfasern. Bd. V, Teil 1, Berlin, 1930.—14. Jost. Über Dickenwachstum und Jahresringsbildung. Botan. Zeitung, 49, 1891.— 15. Sanio. Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Botan. Zeitung, 21, 1863.—16. Schuepp. Meristeme. Handbuch der Planzenanatomie von. K. Linsbauer, 4. 1926.— 17. Tammes. Der Flachsstengel. Eine statistische Monographie. Haarlem, 1907.— 18. Tognini. Sopra il parcorso dei fasci libro-legnosi primari negli organi vegetativi del Lino (*Linum usitatissimum* L.). Atti Inst. bot. Pavia., ser. 2, 1892.— 19. Wilde. Beiträge zur Anatomie der Linaceen. Inaug. Diss., Heidelberg, 1902.—20. Crooks. Histological and regenerative studies on the flax seedling. The Botan. Gazette, v. XCV, № 2, 1933.

M. S. YAKOVLEV

Anatomical characteristic of some flax types in their ontogenetic development

Summary

The anatomical investigation of the development of the principal types of *Linum usitatissimum* L. has enabled us to establish some structural peculiarities of one or the other type.

The various types of flax in the course of their development underwent a series of changes, whereby greatest metamorphose took place in the ring of the vascular meristem.

The differentiation of the meristem of the cone of growth in young flax seedlings begins very early and is usually in connection with the appearance of procambial bundles. The further course of development of the latter is in direct connection with the development of the leaves as organs stimulating the formation of the fibrovascular system of the stem.

Two principal formative tissues, being in a certain antagonism with one another, are concerned in the building up of the stem structure— the pericycle and the cambium. As a result of the activity of the pericycle the bast fibers ar formed. The character of their formation, the so-called capacity of bast formation, is not the same in various types. This difference begins to manifest itself beginning with the early stages of plant development. Thus, in flaxes for fiber (type 20 and 21), and in intermediate forms near to them (type 16 and 18), the 10-day-old seedlings have a continuous ring of secondary xylem with distinct bast fibers in the pericycle. In Mediterranean flaxes (type 2) the process of bast formation is not less marked. The flaxes for seed from Mountainous Bokhara (type 11), and in a still higher degree the Abyssinian flaxes (type 5), are considerably left behind as regards the development of bast.

The different energy of the pericycle is a phenomenon of progressive order, to a considerable extent characterizing the evolution process within the limits of *Linum usitatissimum* L.

As regards the character of formation of the stem structure there are among the types investigated by us two groups of flaxes most advanced in their evolution. These groups are: fibre flaxes and Mediterranean flaxes.

Flax for seeds are less progressive as regards the character of their structure than flaxes for fiber. Here the energy of the pericycle is sup-

pressed by the activity of the cambium tending to a strongly marked woody stem structure with a large amount of thickened libriform.

Flaxes for seeds and flaxes for fiber are connected by the so-called intermediate flaxes exhibiting features of both groups.

The Abyssinian flaxes are outstanding as regards the character of stem formation. In these flaxes the feeble activity of the pericycle meets with a likewise feeble activity of the cambium. Thus, due to the character of development of their stem and the correlation between the formative tissues (pericycle and cambium), the flaxes of Abyssinian origin form an independent group.

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

Н. Н. ВОРОНИХИН

Atichia deformis Woronich., sp. nov. (Atichiales)

С 5 рис.

(Получено 2/VII 1935)

Гриб поселяется на верхней поверхности живой хвои *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. и в сухом состоянии представляется в виде едва заметных плоских мелкобугорчатых черных подушечек неправильной формы, до 0,06—0,2 мм в диаметре. При размачивании подушечки разбухают и приобретают бледнооливковую окраску (под микроскопом). Молодые подушечки в размоченном состоянии имеют округлую или неправильно-округлую форму; их размер—80—160 μ в диаметре, иногда — до 240×160 μ. Вполне развитые подушечки — более крупных размеров, от 400 μ до 1,3 мм в диаметре, большей частью с 5—7 неправильной формы лопастями, расположенными кольцом по верхнему краю подушечек; в лопастях находятся полости, которые заключают в себе множество почечек, благодаря чему центральная часть этих выростов кажется черной. Ткань подушечек построена из четок безцветных клеток почти шаровидной формы, диаметром в 6 μ, или несколько удлиненной, в 9×6 μ; четки клеток заключены в студенистую массу, окрашивающуюся при действии иода в бурый цвет. К поверхности тела гриба клеточки мельчают, достигая размеров в 4—6 μ, и приобретают буроватую или бурую окраску.

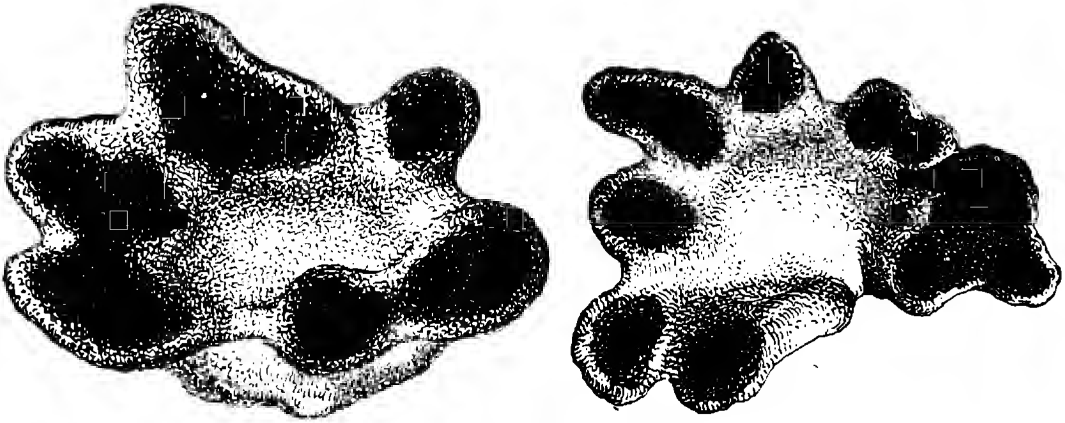


Рис. 1—2. Подушечки гриба *Atichia deformis* Woronich. с конидиальным плодоношением; вид сверху. Увелич. около 75 раз.

Почечки гриба, заключенные в полости выростов, имеют форму трехлучевого пучка и состоят из трех четковидных, односторонне

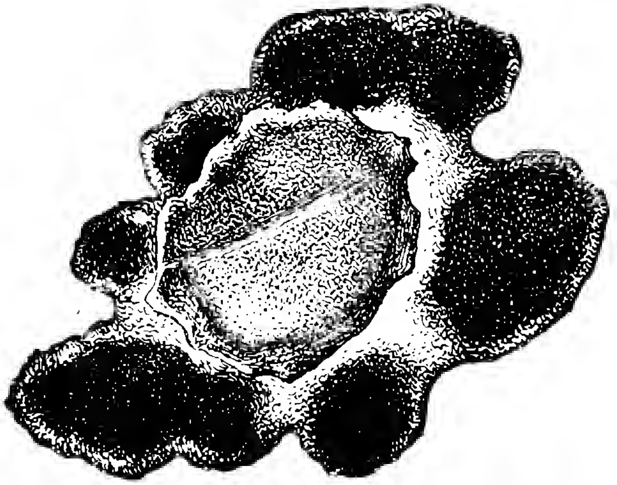


Рис. 3. Подушечки гриба. *Atichia deformis* Woronich., с конидиальным плодоношением. Вид снизу; в центре видно гомфообразное основание подушечки. Увелич. около 75 раз.

(внутрь пучка) разветвленных лучей, заканчивающихся тупо. Длина лучей 24—27 μ, диаметр базальной клетки—4,5 μ, диаметр клеток лучей, ближайших к базальной клетке почечки, 3,4—4 μ; размер клеточек лучей и их ветвлений постепенно уменьшается по направлению от основания к вершине.

Описываемый гриб имеет сходство с видами: *Atichia Millardeti* Rac., *A. dominicana* Cott.[1] и *A. Treubii* v. Höhn. От первых двух видов наш гриб отличается прежде всего меньшими размерами своих подушечек. К *A. Millardeti* Rac., впрочем, он приближается конфигурацией полостей, заключающих в себе по-

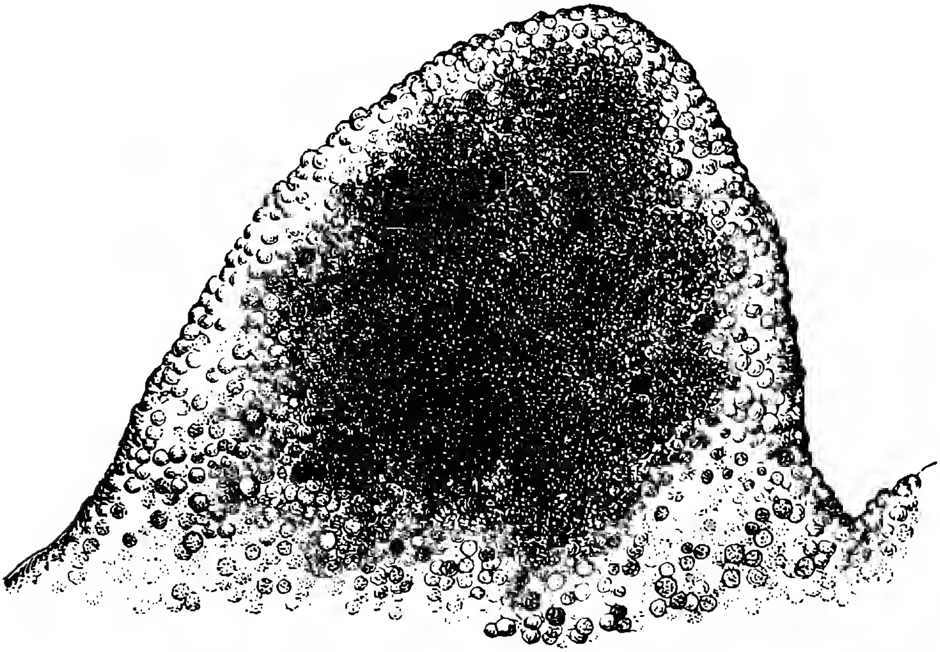


Рис. 4. Одна из лопастей конидиеносной подушечки в увеличенном виде; видны поверхностные клетки слоевища гриба и темная масса просвечивающих сквозь них конидиальных „почечек". Увелич. 2/7 Leitz.

---

[1] G. Arnaud считает этот вид тождественным с *Atichia Tonduzi* (M. et Pat.) Cott., что совершенно неправильно, так как виды эти хорошо отличаются строением почечек; ср. Arnaud G. Les Astérinées (IV-eme Partie). Ann. d. Scienc. Nat., 10 Ser., Bot., VII, p. 712, 1925.

чечки, отличаясь деталями строения последних (отсутствие волосков на концах лучей). Формой и размерами почечек он вполне соответствует *A. dominicana* Cott., но отличается характером полостей, заключающих в себе почечки, и их расположением: у *A. dominicana* полости округлой формы, небольших размеров и расположены в количестве 1—3 в ряд вдоль каждой лопасти плодоношения.[1]

У *A. Treubii* v. Höhn. подушечки мелкие, не превышающие 150—400 μ, преимущественно клубневидно-шаровидной формы, лишь иногда лопастные, с нерезко диференцированной полостью, заключающей в себе сходно с *A. deformis* построенные почечки. Генель (v. Höhnel) придавал большое диагностическое значение реакции тела гриба на иод: *A. Treubii* приобретает синее окрашивание, чем отличается от *A. Millardeti* Rac., а также и от описываемого мною гриба.[2]

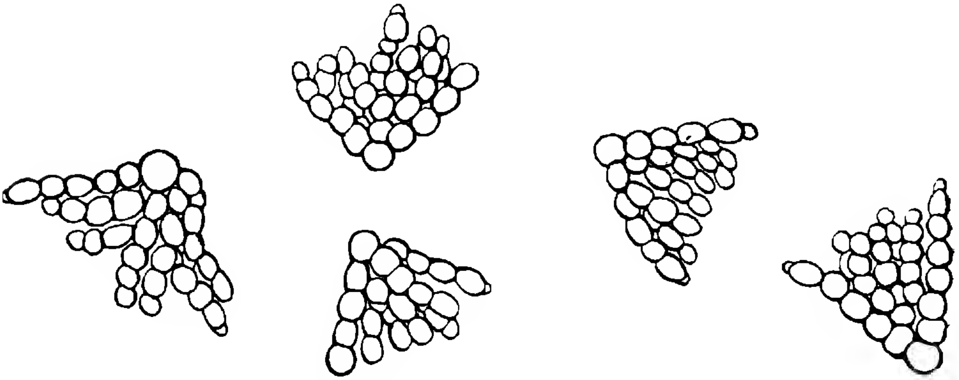


Рис. 5. Почечки гриба *Atichia deformis*. Увелич. 4/7 Leitz.

Все три вида *Atichia*, близкие к *A. deformis*, имеют тропическое распространение: *A. Millardeti* Rac. была найдена на Б. Зондских островах (Ява) и в Полинезии (Таити, острова Гамбьера), *A. Treubii* v. Höhnel — на Яве (Tjebodas), *A. dominicana* Cott. — в Вест-Индии.

Таким образом нахождение *Atichia deformis* в Сухуме вносит еще один тропический штрих в характеристику флоры Западного Закавказья.

Descriptio. Thallis superficialibus, in statu sicco nigris, vix conspicuis, pulvinatis, planis, 0,06—0,2 mm diam., superficie minute verrucosa, in statu udo gelatinosis, sub lente dilute olivaceis, juvenilibus subglobosis vel irregularibus, adultis — irregulariter substellato-5-7-lobatis, 400 μ — 1,3 mm diam.; lobis medio cavis, propaguliferis, cavitatibus propter massas propagulorum nigris. Contextu thalli ex hyphis torulosis muco immersis constituto, cellulis articulatis, hyalinis, subglobosis, 6 μ diam., vel oblongis, 9×6 μ, ultimis minoribus, 4—6 μ diam., fuliginosis.

Propagulis (conidiis in greges collectis) triquetri-triradiatis, radiis 24—27 μ longis, unilateraliter (interne) ramosis, cellula basali propaguli 4,5 μ diam., cellulis basalibus ramorum—3,4—4 μ, apicibus radiorum pilis destitutis.

Hab. In acubus vivis nec non ramis *Cephalotaxi drupaceae* Sieb et Zucc.; Transcaucasia (Abchasia), Suchum, in horto. 13.VII 1930. Leg. A. Tarasjuk.

---

[1] Cotton A. The genus *Atichia*. Bulletin of miscellaneous informations, p. 58, f. 2, London, 1914.

[2] Höhnel-v. Fr. *Atichia Treubii* v. Höhn. (*Saccharomycetes*). Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg. 3-me Suppl., 1 part., p. 27, 1910.

N. N. WORONICHIN

Atichia deformis Woronich., sp. nov. (Atichiales)

Zusammenfassung

Verfasser gibt die Beschreibung einer neuen auf den Nadeln von *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. in Transkaukasien (Abchasien) gesammelten Art *Atichia deformis*. Dieser Pilz nähert sich *A. Millardeti* Rac., *A. Treubii* v. Höhn. und *A. dominicana* Cott., unterscheidet sich jedoch durch gewisse Merkmale von jedem einzelnen derselben.

Somit bereichert der Fund von *A. deformis* in Abchasien (Suchum) die Charakteristik der Flora von West-Transkaukasien durch einen weiteren tropischen Zug.

Dem Artikel ist eine Diagnose in lateinischer Sprache beigefügt.

А. И. ТОЛМАЧЕВ

Новые данные о флоре острова Вайгач

(Получено 29/VI 1935)

В 1926 г. мною были опубликованы результаты моих флористических исследований в юго-западной части о. Вайгач и на материковом побережьи Югорского Шара, произведенных в 1921 и 1922 гг., и дан сводный обзор высших растений острова, сделанный как по моим материалам, так и по данным прежних исследователей (Tolmatchev, 1926).

После моих работ Вайгач повторно посещался исследователями в результате чего сведения о флоре его обогащались новыми данными. Правда, общее представление о составе флоры острова изменилось в результате этих посещений лишь в ничтожной мере, отчасти несомненно, в силу того, что состав этой флоры известен нам уже довольно полно, отчасти же, надо думать, и в силу той причины, что почти все исследователи посещали лишь наилучше известную во всех отношениях часть острова, тяготеющую к Бухте Варнека, на юго-западной его окраине. Основными новыми материалами мы обязаны Стеффену (Steffen, 1928) и Перфильеву (1928), посетившим остров одновременно, 1926 г., и одновременно опубликовавшим результаты своих работ. Небольшая серия растений, собранных в 1925 г., была передана мне (вместе с более обширными сборами с Новой Земли) Чирихиным.

Наряду с этими новыми материалами, некоторые коррективы в наши представления о флоре Вайгача пришлось внести и на основе материалов, собранных до моих работ на острове, но остававшихся неопубликованными, а отчасти и просто неизвестными специалистам. Так только в 1929 г. стала доступной для просмотра небольшая коллекция Керцелли, собранная еще в 1912 г. При посещении Стокгольмского музея в 1927 и 1929 гг. я смог познакомиться с некоторыми не учтенными мною в 1926 г. сборами Экстама, относящимися к 1902 г. В итоге, публикуя в 1931 г. (Толмачев, 1931) сводный список флоры европейских арктических островов, я смог сделать в нем некоторые изменения по сравнению со списком, опубликованным в 1926 г. Наконец, в 1933 г. Арвидсон (Arwidsson, 1933) познакомил нас с остававшимися долго в неизвестности сборами Экстама (в 1907 г.), среди которых оказался ряд видов, никем ранее не приводившихся для Вайгача.

Наряду со всеми этими новыми данными, необходимость некоторого исправления списка флоры острова вызывалась и тем, что трактовка отдельных видов флоры Вайгача в моей старой работе не отражает уже современного состояния знаний о растениях арктической флоры, вследствие чего список 1926 г. становится несколько устарелым и независимо от включения в орбиту исследования новых оригинальных материалов.

Летом 1934 г. проводя на крайнем севере научно-организационные работы, я вновь посетил о. Вайгач, где попутно со своими основными занятиями смог уделить некоторое внимание и сбору дополнительных материалов по флоре острова. Работая исключительно у Бухты Варнека, т. е. в наилучше известной части острова, я не мог конечно рассчитывать на нахождение большого количества новинок для флоры острова. Основное мое внимание было поэтому сосредоточено на проверке тех данных, которые представлялись в том или ином смыле сомнительными, и вообще на сборе дополнительного материала по критическим формам. Не считая нужным публиковать полный список собранных мною в 1934 г. растений, я и уделяю ниже внимание только моим сборам и наблюдениям по видам, данные о которых представляют, применительно к флоре Вайгача, более значительный интерес.

Equisetum palustre L. У северного берега Бухты Варнека, 17/VIII 1934 г. Растет в значительном количестве у самого края сырой тундры, при переходе к незаросшему галечно-щебнистому береговому откосу.

Этот вид, отсутствующий во всех сводных списках флоры Вайгача, впервые был найден здесь Экстамом у берега Югорского Шара.

Calamagrostis lapponica Hn. (*C. confinis* Nutt.). Травяник за прибрежным галечником у северного берега Бухты Варнека. 29/VIII 1934 г. В 1921 г., встретив этот вид впервые в районе Югорского Шара, я наблюдал его исключительно у материкового берега пролива, у р. Великой. На самом Вайгаче он ни мною ни другими исследователями не собирался. В указанном выше месте *C. lapponica* оказалась обычной и довольно многочисленной, резко выделяясь своим более крупным ростом и крупными, несколько неправильной формы метелками от встречающихся по соседству двух других видов.

Calamagrostis Holmii Lge. На сухих плоских участках, за прибрежным галечником у северного берега Бухты Варнека. 29/VIII 1934 г. Встречена в значительном количестве, по соседству с предыдущим видом. Наша находка позволяет твердо причислить *C. Holmii* к обитателям о. Вайгача, а не только материкового побережья Югорского Шара, откуда она была первоначально описана.

C. Holmii принадлежит к числу тех представителей арктической флоры, систематическое значение которых подвергалось особенно часто различной оценке. Одна из причин этого, конечно, та, что вид этот вообще редкий. С другой стороны, в практике определения разных материалов отдельными авторами бывали случаи расширенной (и отчасти искаженной) трактовки *C. Holmii*; это название давалось более компактным и приземистым особям *C. neglecta* (в частности ее var. *borealis*). Такая практика одних авторов укрепляла позицию других, склонявшихся к трактовке *C. Holmii* как разновидности *C. neglecta*, может быть, как аномально уклоняющихся особей ее.

Мои нынешние сборы позволяют мне (ранее сомневавшемуся в реальности *C. Holmii* как вида) составить определенное представление о данном виде. К *C. Holmii* относятся растения подчеркнуто малорослые (высота наших растений колеблется от 17 до 25 см), значительно более низкие, чем *C. neglecta* с ближайших точек тундры, но отнюдь не кажущиеся прижатыми или укороченными; напротив, все их части развиты гармонично и по соотношению отдельных частей их скорее можно сопоставить с крупными и средними *C. neglecta,* нежели с наиболее низкорослыми особями этого вида. Листья, весьма узкие, свернутые, прикорневые достигают (или едва превышают) половину высоты стебля. Метелка маленькая, длиною в 2—4 см (обычно около 3 см),[1] компактная, вытянуто-эллиптическая или узкояйцевидная, на конце более или менее округленная или слабо приостренная (меньшая вытянутость верхушки ее довольно четко отличает *C. Holmii* от сходных по облику особей *C. neglecta*). Колоски мелкие, колосковые чешуи короткие, яйцевидные, рыжие, слегка глянцевитые, гладкие, неопушенные, приостренные. При сравнении с *C. neglecta* укороченность колосковых чешуй особенно бросается в глаза, так же как и гладкость их.

По моим наблюдениям, образование сколько-нибудь значительных дерновин для *C. Holmii* не характерно. Напротив, часто наблюдаются растения с одиночными цветоносными стеблями и весьма слабым развитием вегетативных побегов.

C. Holmii оказалась на месте своего произрастания приуроченной к относительно сухим площадкам, но росла отчасти вместе с более обычной на более влажном месте *C. lapponica* и в непосредственной близости к обычной на стыке плоского прибрежного участка с болотистой тундрой *C. neglecta.*

Calamagrostis neglecta (Ehrh). P. B. Повсюду на Вайгаче является обычнейшим представителем рода. Хорошие образчики были мною собраны уже в 1921—1922 гг. В настоящее время они дополнены незначительным новым материалом из долины р. Красной (17/VIII 1934 г.). Здесь мною собраны низкорослые растения, относящиеся к var. *borealis* Laest. и представляющие весьма иллюстративные объекты для сопоставления *C. neglecta* с *C. Holmii.*

Основная масса вайгачских *C. neglecta* может быть отнесена, по-моему, к типичной форме.

Deschampsia arctica (Spreng.) Schischk. и *D. borealis* (Trautv.) Roshev. В литературе по флоре Вайгача эти виды до сих пор не упоминались. В моей работе 1926 г. приводятся лишь два других вида: *D. alpina* (L.) R. & S. и *D. caespitosa* (L.) P. B. Перфильев, выделявший *D. arctica* в своих работах в качестве самостоятельного вида, равно как и Стеффен, признающий и его и *D. borealis* (последнюю — на правах подвида *D. caespitosa*) приводят их только для Новой Земли, но не для Вайгача.

Проверка на месте вайгачских *Deschampsia* показывает, что наряду с *D. alpina* и *D. caespitosa* (найденной только в 1922 г. лишь как редкость) на острове встречаются и оба интересующие нас вида. *D. arctica* встречается преимущественно в наклонных сухих местах, где и собрана мною 16/VIII 1934 г. в непосредственной близости к поселку у Бухты Варнека. Местами она нередка. *D. borealis* является обитателем открытых каменистых тундровых гряд, где обычна; образчики ее также собраны 16/VIII 1934 г.

Часть моих прежних данных о *D. alpina* несомненно должна быть отнесена на счет *D. arctica* (которую я в 1921—1922 гг. не отличал), а, может быть, отчасти даже и на счет *D. borealis.*

Poa arctica R. Br. Вопреки моему прежнему указанию, я должен засвидетельствовать, что *P. arctica* представляет весьма обычный вид в районе Бухты Варнека. Растет в значительном количестве в умеренно влажных (но не болотистых в узком смысле слова) тундрах.

---

[1] У вайгачских *C. neglecta* длина метелки, при той же общей высоте растений, 5—7 см.

Atropis angustata (R. Br.) Grisb. Пятнистая тундра над обрывами и крутые прибрежные склоны у северо-восточного берега Бухты Варнека 16/VIII 1934 г. Вид этот встречен в большом количестве на открытых, незадернованных участках, в пределах полосы, подвергающейся заносу брызг при сильных прибоях.

Atropis tenella (Lge) Simm. Крутой склон у северо-восточного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г. Собрана вместе с предыдущим видом. Наша находка является второй для о. Вайгача, где *A. tenella* впервые была найдена Чьельманом и Лундстремом у мыса Гребня (1875).

Carex pedata Wahlb. Сухая каменистая тундра на гряде, на полуострове Раздельном. 10/VIII 1934 г. *C. pedata* встречена только в указанном месте, где и собрана небольшая серия. Данный вид является новинкой для флоры о. Вайгача и притом довольно неожиданной. Ближайшие местонахождения *C. pedata* известны нам пока с приполярного Урала. Ни на одном из европейских арктических островов ее не находили.

Carex rupestris All. Пятнистая тундра на склоне гряды близ поселка. 9/VIII 1934 г. Сухая каменистая тундра на гряде близ северного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г.

Пропущенная мною при прежних работах, но найденная Перфильевым и Стеффеном в районе Бухты Варнека, *C. rupestris* оказалась обычной на открытых, сухих каменистых грядах вдоль северного и северо-восточного берега бухты.

Luzula confusa Lindb. На основании своих новых наблюдений я могу подтвердить, что типичная *L. confusa* встречается на Вайгаче в качестве обычного растения сухих, открытых тундр.

Cerastium alpinum L. var. *lanatum*. Ни в 1921—1922 гг. ни теперь мне не удалось найти на Вайгаче этого вида. Вполне вероятно, что и мое прежнее мнение, что все литературные указания о его нахождении на Вайгаче должны быть отнесены к двум другим видам, которые регулярно встречаются на острове и длительно смешивались с *C. alpinum*, правильно.

Единственный известный мне достоверный экземпляр *C. alpinum* с о. Вайгача был собран в южной части острова С. В. Керцелли в 1912 г.

Cerastium Beeringianum Cham. (*C. Fischerianum*. Tolmatchew, l. c., 1926). Встречается на защищенных, но не задернованных склонах у берега Бухты Варнека. Иногда попадается также в сырых, травянистых местах тундры.

Minuartia biflora (L.) Schinz & Thell. На защищенных щебнистых склонах (на участках, долго остававшихся под снегом) у одного из ручьев, близ северо-восточного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г.

Trollius europaeus L. Луговина по правому берегу р. Красной. 17/VIII 1934 г.

В сентябре 1922 г. мною были собраны в долине р. Красной увядшие и побуревшие экземпляры *Trollius*, точное определение которых, по их состоянию, не было возможно. Я склонен был рассматривать их как *T. asiaticus*. Проверка моего мнения на основе нового, лучшего материала представлялась весьма желательной, тем более, что собранные Экстамом в 1902 г., у восточного входа в Югорский Шар, растения оказались принадлежащими к *T. europaeus* (ср. Arwidsson, 1933).

В 1934 г. я посетил то самое место, где были произведены сборы в 1922 г., причем и теперь мне удалось встретить здесь *Trollius*, но в большем, чем тогда, количестве. Я застал их в конце цветения, в состоянии, допускавшем сбор удовлетворительного материала и точное определение растений. Изучение собранного материала позволяет отнести вайгачские *Trollius* к *T. europaeus*, и, в соответствии с этим, исключить *T. asiaticus* из списка флоры острова.

Собранные на Вайгаче растения в некоторых отношениях отклоняются от типичных *T. europaeus*. В частности цветок у них более раскрытый и чашелистики не скрывают тычинок. В этом отношении они занимают промежуточное положение между *T. europaeus* и *T. asiaticus*. Окраска чашелистиков темножелтая, несколько тусклая (последнее, может быть, связано с началом увядания). Но нектарники короткие, как у *T. europaeus*. Отдельные особи обнаруживают довольно значительные отличия друг от друга. Часть их представляет более низкие, но мощные растения, с крупными цветами и клиновидно-ромбическими долями прикорневых листьев; за исключением несколько раскрытой формы цветка, такие особи вполне сходны с типичными низкорослыми *T. europaeus*, которая широко распространена в умеренной части наших европейских тундр. Другие, более высокие растения отличаются, наряду с несколько меньшими размерами цветка, широко-ромбическими (или овально-ромбическими), смыкающимися друг с другом долями прикорневых листьев, а также своеобразной формой нектарников, в нижней части суженных, к концу слегка расширяющихся (как бы ложечковидных), с широко-округленной верхушкой, маленькой медовой ямкой, не окрашенной снаружи и мало заметной, изнутри прикрытой почти незаметным покрывальцем; окраска нектарников оранжевая.

Обе формы, последняя из которых теперь описывается И. А. Перфильевым под названием *T. europaeus* var. *apertus*, трудно разграничить потому, что между ними имеются переходы, в частности в признаках листьев. По мнению И. А. Перфильева, var. *apertus* представляет еще не совсем оформившуюся расу. На Колгуеве и в бассейне Печоры признаки ее проявляются в разной степени у отдельных растений, но большинство *Trollius* сохраняет характерные для типичной *T. europaeus* черты. Повидимому, лишь на Полярном Урале географическое обособление признаков var. *apertus* достигло некоторого завершения, что и дало повод Б. Н. Городкову предположить, что он имел здесь дело не с *T. europaeus*, а с другим видом, определявшимся им первоначально как *T. altaicus* С. А. М. (вне всякого сомнения — совершенно ошибочно), а затем как неописанный новый вид, условно названный им *T. uralensis*.

Caltha palustris L. Работая на Вайгаче в 1921—1922 гг., я не был еще знаком с *Caltha arctica* R. Br. и ее отличиями от *C. palustris* s. str. Ввиду этого представлялось желательным подвергнуть вайгачские калужницы новому просмотру, именно с точки зрения возможности нахождения на острове *C. arctica*. Все мои наблюдения в 1934 г. приводят к совершенно определенному выводу, что на Вайгаче последний вид отсутствует. По крайней мере, ни один виденный мною экземпляр не вызывал сомнения в отношении возможности определить его как *C. palustris* L. s. str.

Ranunculus nivalis L. Изредка попадается в районе Бухты Варнека, на сыроватых, незадернованных каменистых откосах, в местах длительного залеживания снежников.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. ssp. *jugoricum* Tolm. (*P. radicatum* ssp. *jugoricum* Tolm., 1923). Как я сообщал и раньше, этот мак обычен у северного берега Бухты Варнека, где он растет на береговом галечнике. Принадлежность ssp. *jugoricum* к *P. lapponicum* (s. l.), а не к *P. radicatum* (s. str.), не вызывает сомнений. На близость его к *P. lapponicum* (s. str., *P. radicatum* ssp. *lapponicum* Tolm., 1923) я обращал внимание уже при установлении обеих форм.

Все имевшиеся в моем распоряжении данные показывали, что ssp. *jugoricum* обладает белым млечным соком, в то время как исследованиями Нордхагена (Nordhagen, 1931) установлено, что у *P. lapponicum* s. str. млечный сок желтый; то же самое установлено моими наблюдениями для описанных позднее подвидов *P. lapponicum* — таймырского ssp. *orientale* Tolm. (1932—1) и новоземельского ssp. *dasycarpum* Tolm. (1932—2). Ввиду этого проверка цвета млечного сока ssp. *jugoricum* на экземплярах из района, откуда данный подвид был описан первоначально, представлялась весьма желательной. Большое количество исследованных мною в этом направлении экземпляров показало, что и у вайгачских ssp. *jugoricum* млечный сок неизменно белый. В этом отношении они вполне сходны с растениями с о. Диксона и из Гыданской тундры (где цвет млечного сока определялся мною в 1926 г.) и с Полярного Урала (где то же самое установил в свое время Городков).

Таким образом в ряду рас *P. lapponicum* вайгачско-западно-сибирский подвид — ssp. *jugoricum* — занимает в отношении окраски млечного сока обособленное положение, отличаясь от всех остальных рас вида (обладающих желтым млечным соком) белым млечным соком.

Cochlearia arctica Schlecht. и *C. groenlandica* L. Как показали мои наблюдения в 1934 г., на Вайгаче встречается почти исключительно типичная *C. arctica*. Она растет как по склонам и галечникам у морского побережья, так и в возвышенной тундре (где особенно обычна у выходов известняков), а в небольшом количестве и на травянистых болотистых участках. Нередко она достигает высоты 15 *см*.

В отличие от нее, *C. groenlandica* встречалась нами исключительно над обрывами у берега моря, где она представлена мелкой приземистой формой. Будучи и здесь менее обычна, чем *C. arctica*, она легко может остаться незамеченной, в отличие от *C. arctica*, представляющей обычное и характерное растение района Бухты Варнека. Характерные признаки обоих видов выражены на Вайгаче вполне четко. У *C. arctica* обращает внимание, в частности, хорошее развитие среднего цветоносного стебля, равного по высоте боковым, а иногда возвышающегося над ними. Напротив, у *C. groenlandica* средний цветоносный стебель неизменно весьма укорочен. Стеблевые листья у *C. arctica* развиты, как правило, значительно лучше, чем у *C. groenlandica*.

Draba alpina L. В 1921—1922 гг. экземпляры *D. alpina*, не вызывавшие сомнения в определении, были мною собраны только на острове Б. Сторожевом, в средней части Югорского Шара. В августе 1934 г. хорошая серия *D. alpina* f. *hebecarpa*, в плодущем состоянии, собрана у северного берега Бухты Варнека, где эта форма оказалась обычной в сухих каменистых тундрах. Единичные экземпляры f. *legitima* также были найдены близ северного берега Бухты Варнека.

Draba Kjellmani Lid? В каменистом месте на полуострове Раздельном. 15/VIII 1934 г. Этот вид знаком мне только по описанию, опубликованному Е. Экман (E. Ekman, 1931). Природа его пока мне недостаточно ясна. Я склонен, однако, отнести именно к нему собранные мною на полуострове Раздельном растения со зрелыми плодами и небольшим количеством цветов на резко укороченных по сравнению с остальными стрелках (вторичное цветение!). Эти растения довольно хорошо совпадают с описанными Экман и не лишены внешнего сходства с *D. macrocarpa*, будучи вместе с тем заметно отличны от собранных в районе Бухты Варнека *D. alpina*.

Нахождение *D. Kjellmani* у Бухты Варнека уже установлено Арвидсоном на основании сборов Экстама.

Draba lactea Adams. Единичные экземпляры этого вида собраны в сыроватой моховой тундре к северу от Бухты Варнека, 16/VIII 1934 г.

Draba norvegica Gunn. f. *lejocarpa*. Сыроватая, частично пятнистая тундра у северного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г.

Rubus arcticus L. На Вайгаче ни мне ни кому-либо другому, собиравшему ботанический материал, этот вид не попадался. Он был, однако, собран доктором Полиловым на о. Сокольем (1911), а мною (1921) у р. Великой, близ материкового берега Югорского Шара. Вблизи пролива он наблюдался в свое время (1837) и Шренком.

Как сообщил мне Н. А. Кулик, ему случалось наблюдать *R. arcticus* и на Вайчаге, во время геологических работ на восточном побережьи острова, у р. Фальшивой. Невозможность для лица, близко знающего наши тундры, смешать *R. arcticus* с каким-либо другим растением заставляет меня на основании этого показания включить данный вид в список флоры о. Вайгач, не взирая на отсутствие гербарных образчиков.

Viola biflora L. В защищенном месте, у подножья тундровой гряды, у северного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г.

Собрана в плодущем состоянии. Весьма характерно, что плоды вайгачских *V. biflora* совершенно укрыты под листьями, благодаря крайней укороченности цветоножек. Поросль *V. biflora* внешне производит поэтому впечатление состоящей сплошь из стерильных растений, каковые, однако, в ней и в самом деле играют немалую роль. Я наблюдал *V. biflora* в целом ряде мест у берегов Бухты Варнека, а также в тундровом логе близ озера Пайгото, неподалеку от юго-восточной оконечности Лямчиной губы. Растет она в защищенных местах, отдавая явное предпочтение более или менее дренированным участкам с обогащенной гумусом почвой.

Gentiana tenella Rottb. Травяник по ложу весеннего ручейка у внутреннего края прибрежного галечника, на северном берегу Бухты Варнека, 8/VIII 1934 г. Сыроватая тундра у северо-восточного берега Бухты Варнека, 16/VIII 1934 г. Сыроватая тундра у озерка к северу от Бухты Варнека, 16/VIII 1934 г.

Как видно уже из приведенного перечня, *G. tenella*, не собранная мною в 1921—1922 гг., но найденная в районе Бухты Варнека Экстамом, не представляет здесь редкого растения. В наибольшем количестве она встречена у края береговой отмели у северного берега Бухты Варнека, где достигает и относительно крупных размеров (отдельные особи до 8-9 см высоты). Она нередка, но не столь многочисленна в умеренно-влажных глинистых тундрах к северу и северо-востоку от Бухты Варнека, но встречается здесь спорадически, как бы пятнами. Здесь она весьма малоросла (обычно не более 5 см, в исключительных случаях до 6-7 см).

Вопрос о взаимоотношениях *G. tenella* Rottb. и *G. chrysoneura* Ekst. & Murb., представляющей, как я уже неоднократно указывал, возможно лишь разновидность первой, окончательно еще не разрешен.

Единственным целесообразным путем для разрешения его является, конечно, монографическая обработка всего относящегося к названным видам материала. Наши вайгачские растения в основной массе не вызывают сомнений в смысле отнесения их к *G. tenella* s. str. В частности они обладают (даже низкорослые особи) достаточно вытянутой, тонкой стрелкой, узкими долями сине-лилового венчика и не обнаруживают характерной для *G. chrysoneura* оранжевой („золотистой") окраски сосудов венчика. Среди растений, собранных 8/III, есть, однако, единичные, обнаруживающие развитость последнего признака в такой степени, что, если судить только по нему, — их пришлось бы отнести к *G. chrysoneura*. Но во всем остальном они совпадают с другими экземплярами, которым оранжевая окраска сосудов не свойственна ни в какой степени. Небольшое количество растений обнаруживает слабую тенденцию к оранжевому окрашиванию сосудов венчика (слабое окрашивание отдельных сосудов). Разумеется, из приведенных данных нельзя сделать никакого вывода более общего порядка в отношении *G. chrysoneura*; ими лишь подчеркивается необходимость выяснения действительной природы этой формы и критической оценки тех признаков, которые были использованы для ее видовой характеристики.

Plantago Schrenkii C. Koch. [*P. maritima* L. f. *pumila* Kjellm.; *P. maritima* ssp. *pumila* (Kjellm.) Steff.; ?=*P. borealis* Lge]. Глинистые места на склонах у северо-восточного берега Бухты Варнека. 16/VIII 1934 г. Обычен.

Как показал Андреев (1930), вайгачская форма из цикла *P. maritima* должна быть отнесена к особому виду, который к тому же давно уже (1848) был описан Кохом (C. Koch). Не вполне ясным остается лишь вопрос о взаимоотношениях *P. Schrenkii* и *P. borealis* Lge. Я лично соответствующих материалов не исследовал, но на основе беглого знакомства с отдельными гренландскими образчиками *P. borealis* не могу не отметить, что обе рассматриваемых формы производят впечатление по меньшей мере весьма близких друг к другу. Может случиться, что надежное разграничение *P. Schrenkii* и *P. borealis* окажется даже невозможным. В таком случае представление о распространении *P. Schrenkii* C. Koch сильно изменится, но само название должно будет сохраниться по закону приоритета, как более старое по сравнению с *P. borealis* Lge.

Senecio campestris DC. и *Senecio tundricola* Tolm. Во время моих прежних работ на Вайгаче *S. tundricola* (основным материалом для описания которого послужили мои сборы из Гыданской тундры в 1926 г.; ср. Толмачев, 1928) вообще не был еще описан и все арктические растения типа *S. campestris* безоговорочно принимались в качестве форм последнего. После просмотра моих сборов 1921—1922 г. при описании *S. tundricola* не осталось сомнения, что в районе Югорского Шара мною действительно был собран лишь *S. campestris*.

Первыми указаниями на возможность нахождения на Вайгаче *S. tundricola* явились, по существу, сообщения Перфильева и Стеффена, приводящих для района Бухты Варнека, наряду *S. campestris* s. str., другую форму, называемую *S. campestris* var. *aurantiaca* (Стеффен) или *S. aurantiacus* DC. (Перфильев), применительно к которой вообще едва ли мыслимо было предположение, что авторы имели дело с тем *S. aurantiacus*, который встречается у нас, например на юге Сибири, и сходные с которым формы в Арктике никогда не наблюдались.

Мои теперешние наблюдения показывают, что ссылки на нахождение на Вайгаче *S. aurantiacus* действительно должны быть отнесены на счет *S. tundricola*. Как нередко бывает в местах совместного произрастания двух весьма близко родственных видов, разграничение вайгачских *S. campestris* и *S. tundricola* представляется делом нелегким. В сущности лишь меньшинство имеющихся в районе Бухты Варнека растений может быть безоговорочно отнесено к тому или иному виду. В качестве типичных *S. campestris* мы можем рассматривать растения более высокого роста, с относительно тонким стеблем, некрупными листьями, слабо развитым войлочным опушением, относительно мелкими корзинками на удлиненных ножках, бледными листочками обвертки и равномерной, довольно светлой, желтой окраской всех цветов. Такие растения чаще всего можно видеть на прибрежных склонах у северного берега Бухты Варнека, в составе обильного, сомкнутого травостоя. Напротив, на слегка увлажненных и не сплошь задернованных тундровых откосах больше шансов встретить типичных *S. tundricola* — более приземистые растения с плотным стеблем, относительно крупными листьями, сильно развитым войлочным опушением, с более крупными корзинками на относительно коротких ножках, малиноватыми листочками обвертки и также равномерной, но темной, желто-оранжевой окраской всех цветов. Первые растения легко могут быть сближены с *S. campestris* низовьев Печоры или о. Колгуева, вторые — с *S. tundricola* Гыданской тундры.

Значительно чаще приходится видеть растения, занимающие в том или ином отношении промежуточное положение. Не говоря уже о многочисленных переходных ступенях в развитии вегетативных органов, мы имеем, например, растения почти типичного для *S. tundricola* облика, но с более светлыми цветами и бледными листочками обвертки. Обратно, некоторое потемнение цветов (особенно, неравномерное) и темные листочки обвертки нередко свойственны растениям облика *S. campestris*. Весьма обычны растения промежуточного облика с малиноватыми листочками обвертки и корзинкой с темными (иногда даже с красноватым отливом) срединными и светлыми язычковыми цветами.[1] В обильных порослях *Senecio* на склонах у северного берега Бухты Варнека можно местами на ограниченном участке наблюдать все градации переходов от *S. campestris* до *S. tundricola*, причем в тех случаях, когда расположение отдельных кустиков как бы соответствует последовательному ходу морфологических изменений, гетерогенность поросли этим внешне затемняется, там же, где, напротив, крайние члены морфологического ряда оказываются по соседству друг с другом, вся разница между *S. campestris* и *S. tundricola* обнажается с большой резкостью.

Мои беглые наблюдения позволяют, как кажется, установить, что типичные *S. tundricola* и близкие к ним переходные формы цветут в основной массе несколько раньше, чем типичные *S. campestris* и тяготеющие к ним растения. Во всяком случае, в первой половине августа удельный вес элементов *S. tundricola* в общей массе цветущих *Senecio* типа *campestris* был более значителен, чем в конце того же месяца и первых числах сентября, когда признаки *S. campestris* s. str. наблюдались в явном преобладании.

Я не задаюсь здесь целью установить, являются ли переходные формы *S. campestris* — *tundricola* помесями обоих видов или представляют „первичное“ явление. Во всяком случае, и факт нахождения на о. Вайгач обоих названных видов и наличие здесь массовых переходных форм между ними представляется теперь твердо установленным.

---

[1] По существу, такие растения в наибольшей степени могут напоминать *S. aurantiacus* DC.

Taraxacum croceum Dahlst. ssp. *brachyceras* (Dahlst.) Gelting (1934). [*T. ceratophorum* (Led.) DC., Tolmatchev, 1926]. Отлогие защищенные склоны у северного берега Бухты Варнека. 11/VIII 1934 г.

Растет в значительном количестве на более отлогих частях прибрежных склонов. В пределах поселка оказывается местами одним из немногих представителей первоначальной растительности склонов, не только сохраняющих свои местообитания, но развивающихся попрежнему неплохо. Таким образом, подобно своим южным собратьям, и данный вид обнаруживает склонность к переходу на положение полусорного растения.

Растения, собранные мною в 1921 г., были определены С. В. Юзенчуком как *T. ceratophorum* s. l., с указанием на возможную их принадлежность к *T. brachyceras* Dahlst. Мои новые сборы подтверждают последнее определение. Вместе с тем, едва ли можно не согласиться с выводом Гельтинга (Gelting, 1934), что *T. brachyceras* должен рассматриваться не как самостоятельный („маленький“) вид группы *Ceratophora*, но как крайнесеверная раса *T. croceum* Dahlst. (*T. lapponicum* Kihlm.), широко распространенного в тундровой полосе Северного края.

Taraxacum tundricolum H.-Maz. [*T. glabrum* (Turcz.) DC., Tolmatchev, 1926]. Защищенные склоны у северного берега Бухты Варнека; 11/VIII, 1934. Склон у озерка к северу от Бухты Варнека; 16/VIII 1934.

T. tundricolum обычен и более многочислен, чем предыдущий вид. На склонах у северного берега Бухты Варнека растет в весьма значительном количестве, занимая главным образом более крутые участки их—у карнизов скал и т. п. Вообще, в отличие от *T. croceum*, часто наблюдается на неполно задернованных участках.

В современной литературе данный вид неизменно приводится под названием *T. glabrum* (Turcz.) DC. Однако, как сообщил мне Б. К. Шишкин, оригиналы Турчаниновского *T. glabrum* (*Hieracium glabrum* Turcz.) представляют растения с лиловыми цветами. Тем самым отождествление с ними обладающих яркожелтыми цветами арктических растений оказывается невозможным. Обозначая наши растения именем *T. tundricolum* H.-Maz., мы не считаем вопрос о правильном их названии окончательно разрешенным, но лишь подчеркиваем, что наши вайгачские „*T. glabrum*“ по своим признакам совпадают с описанными из Западной Сибири под названием *T. tundricolum*. Открытым остается однако вопрос — следует ли вообще выделять этот вид, и не правильнее ли рассматривать его в качестве синонима *T. nivale* Lge.

Приведенные выше данные, вместе с указанными дополнениями Стеффена, Перфильева и Арвидсона, значительно изменяют наши представления о флоре Вайгача в целом, в силу чего я и считаю целесообразным дать ниже новый полный список флоры острова, призванный заменить теперь уже устаревший список 1926 г. В отличие от последнего, в публикуемом ныне списке приводятся исключительно виды, найденные на о. Вайгаче, без присоединения данных о найденных только на материковом берегу Югорского Шара.

Сводный список высших растений о. Вайгача

Cystopteris fragilis (L.) Bernh.
Equisetum arvense L.
Equisetum palustre L.
Equisetum scirpoides Michx.
Lycopodium selago L.
Hierochloa alpina (Lilj.) R. & S.
Hierochloa pauciflora R. Br.
Alopecurus alpinus Sm.
Alopecurus pratensis L.
Arctagrostis latifolia (R. Br.)
Calamagrostis deschampsioides Trin.
Calamagrostis Holmii Lge.
Calamagrostis lapponica Hartm.
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) P. B.
Deschampsia alpina (L.) R. & S.
Deschampsia arctica Spr.
Deschampsia borealis (Trautv.)
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.
Trisetum spicatum (L.) Richt.
Koeleria asiatica Dom.
Catabrosa algida (Sol.) Fr.
Catabrosa concinna Th. Fr.
Pleuropogon Sabinii R. Br.
Poa alpigena (Fr.) Lindm.
Poa alpina L.
Poa arctica R. Br.
Colpodium fulvum (Trin.) Grisb.
Dupontia Fisheri R. Br.
Atropis angustata (R. Br.) Grisb.
Atropis phryganodes (Trin.) Steff.
Atropis pulvinata (Fr.)
Atropis tenella (Lge) Simm.
Festuca rubra L. var. *arenaria* Osb.
Festuca vivipara (L.) Sm.
Elymus arenarius L.
Eriophorum opacum (Bjönst.) Fern.
Eriophorum polystachyum L.
Eriophorum russeolum Fr
Eriophorum Scheuchzeri Hoppe
Eriophorum vaginatum L.
Carex aquatilis Wahlb.
Carex glareosa Wahlb.
Carex lagopina Wahlb.
Carex maritima Gunn.
Carex misandra R. Br.
Carex parallela (Laest.) Somm.
Carex pedata Wahlb.
Carex rariflora Sm.
Carex rigida Good. ssp. *inferalpina* (Laest.) Gor.
Carex rupestris All.
Carex saxatilis L.
Carex subspathacea Wormskj.
Carex ursina Desv.
Juncus biglumis L.
Juncus castaneus Sm.
Juncus triglumis L.
Luzula arcuata (Weg.) Sm.
Luzula confusa Lindb.
Luzula nivalis (Laest.) Beurl.
Luzula Wahlenbergii Rupr.
Veratrum lobelianum Bernh.
Allium sibiricum L.
Lloydia serotina (L.) Rchb.
Salix arctica Pall.
Salix glauca L.
Salix herbacea L.
Salix lanata L.
Salix myrsinites L.
Salix polaris Wahlb.
Salix reptans Rupr.
Salix reticulata L.
Salix rotundifolia Trautv.
Betula nana L.
Koenigia islandica L.
Rumex arcticus Trautv.
Rumex arifolius All.
Oxyria digyna (L.) Hill.
Polygonum bistorta L.
Polygonum viviparum L.
Stellaria crassifolia Ehrh.
Stellaria humifusa Rottb.
Stellaria peduncularis (Fenzl.) Bge
Cerastium alpinum L.
Cerastium beeringianum Cham.
Cerastium Regelii Ostf.
Sagina intermedia Fenzl.
Minuartia biflora (L.)
Minuartia rubella (Wahlb.)
Halianthus peploides (L.) Fr.
Arenaria ciliata L. ssp. *pseudofrigida* Ostf. & Dahl.
Silene acaulis L.
Wahlbergella affinis (Vahl.)
Wahlbergella apetala (L.) Fr.
Caltha palustris L.
Trollius europaeus L.
Delphinium elatum L.
Ranunculus affinis R. Br.
Ranunculus auricomus L., ssp. *sibiricus* Glehn.
Ranunculus borealis Trautv.
Ranunculus hyperboreus Rottb.
Ranunculus lapponicus L.
Ranunculus nivalis L.
Ranunculus Pallasii Schlecht.
Ranunculus pygmaeus Wahlb.
Ranunculus sulphureus Sol.
Thalictrum alpinum L.
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh., ssp. *jugoricum* Tolm.
Papaver radicatum Rottb., ssp. *polare* Tolm.
Cochlearia arctica Schlecht.
Cochlearia groenlandica L.
Eutrema Edwardsii R. Br.
Cardamine bellidifolia L.
Cardamine pratensis L.
Draba alpina L.
Draba cinerea Adams.
Draba fladnizensis Wulf.
Draba glacialis Adams.
Draba hirta L.
Draba Kjellmani Lid.
Draba lactea Adams
Draba nivalis Liljebl.
Draba norvegica Gunn.
Draba sibirica (Pall.) Thell.
Draba subcapitata Simmons.
Arabis alpina L.
Arabis petraea Lam., ssp. *septentrionalis* (Busch) Tolm.

Braya purpurascens (R. Br.) Bge
Parrya nudicaulis (L.) Rgl.
Sedum roseum (L.) Scop.
Saxifraga aizoides L.
Saxifraga caespitosa L.
Saxifraga cernua L.
Saxifraga flagellaris Willd.
Saxifraga foliolosa R. Br.
Saxifraga hieraciifolia W. & K.
Saxifraga hirculus L.
Saxifraga nivalis L.
Saxifraga oppositifolia L.
Saxifraga rivularis L.
Chrysosplenium alternifolium L.
Parnaseia palustris L.
Rubus arcticus L.
Rubus chamaemorus L.
Potentilla alpestris Hall. f.
Potentilla emarginata Pursh.
Potentilla palustris (L.) Scop.
Potentilla pulchella R. Br.
Dryas octopetala L.
Alchemilla subcrenata Buser.
Astragalus alpinus L.
Astragalus umbellatus Bge
Oxytropis sordida (Willd.)
Hedysarum obscurum L.
Empetrum nigrum L.
Viola biflora L.
Epilobium arcticum Sam.
Epilobium davuricum Fisch.
Epilobium tundrarum Sam.
Hippuris vulgaris L.
Pachypleurum alpinum Led.
Pyrola rotundifolia L.
Cassiope hypnoides (L.) Don.
Arctous alpina (L.) Ndzu
Vaccinium uliginosum L. ssp. *microphyllum* Lge
Vaccinium vitis idaea L. ssp. *pumilum* Horn.
Primula farinosa L.
Primula stricta Horn.
Androsace chamaejasme Host.
Androsace triflora Adams.
Cortusa Matthioli L.
Armeria sibirica Turcz.
Gentiana tenella Rottb.
Polemonium acutiflorum Willd.
Polemonium boreale Adams.
Eritrichium villosum Bge.
Myosotis alpestris Schm., ssp. *asiatica* Vest.
Veronica alpina L.
Veronica longifolia L.
Pedicularis hirsuta L.
Pedicularis lanata Willd.
Pedicularis lapponica L.
Pedicularis Oederi Vahl.
Pedicularis sudetica Willd.
Plantago Schrenkii Koch.
Adoxa moschatellina L.
Valeriana capitata Pall.
Campanula uniflora L.
Erigeron uniflorus L.
Antennaria carpathica (Wg.) R. Br.
Achillea millefolium L.
Matricaria grandiflora (Hook.) Tolm.
Chrysanthemum arcticum L.
Chrysanthemum bipinnatum L.
Artemisia borealis Pall.
Artemisia Tilesii Led.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
Senecio campestris DC.
Senecio congestus (R. Br.) DC.
Senecio frigidus (Rich.) Less.
Senecio resedifolius Less.
Senecio tundricola Tolm.
Taraxacum croceum Dahlst., ssp. *brachyceras* (Dahlst.) Gelt.
Taraxacum tundricolum Hand.-Maz.
Taraxacum brevicorne Dahlst.

Почти все растения, известные вообще с Вайгача, найдены в частности в наилучше изученной части острова, тяготеющей к Бухте Варнека. Понимая под этим районом часть южного побережья острова от устья р. Красной на западе до мыса Створного на востоке (т. е. включая мыс Гребень, полуостров Раздельный, мыс Дьяконовский), с прилежащей тундрой, включая долину р. Красной, мы получаем весьма компактную территорию, флору которой можно с достаточным основанием рассматривать как нечто целое. Из видов, вошедших в наш список, в этом районе пока не найдены лишь следующие: *Cystopteris fragilis, Ranunculus lapponicus, Draba nivalis, Rubus arcticus, Primula farinosa, Cortusa Matthioli.* Следовательно в нем встречается 198 видов из 204, вообще найденных на острове. Поскольку, к тому же, отсутствующие в нем виды не представляют в географическом отношении какой-либо определенной группы, мы должны притти к выводу, что, по имеющимся материалам, локальные отличия флор Вайгача представляются весьма назначительными и, в частности, флора района Бухты Варнека почти полностью отражает флористическую физиономию острова в целом.

Архангельск.
Июнь. 1935 г.

Литература

1. Андреев В. Н. Виды *Plantago* полярного побережья Европы. Журн. Русск. бот. о-ва, т. XV, стр. 291—303, 1930.—2. Перфильев И. А. Материалы к флоре островов Новой земли и Колгуева. Архангельск, 1928. — 3. Толмачев А. И. О новом аркто-альпийском виде *Senecio*. Докл. Акад. Наук СССР, 1928.—4. Его же. Материалы для флоры европейских арктических островов. Журн. Русск. бот. общ., т. XVI, стр. 459—472, 1931. — 5. Его же. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. II. Тр. Полярн. комиссии, вып. 13, 1932—1.—6. Его же. Материалы для флоры района Полярной геофизической обсерватории „Маточкин Шар“ и сопредельных частей Новой Земли. Ч. II, Тр. Бот. музея, вып. XXV, стр. 101—120, 1932. — 7. Arwidsson Th. Über einige von O. Ekstam auf Waigatsch gesammelte Gefässpflanzen. Botaniska Notiser. SS. 473—478, 1933.—8. Ekman E. Contribution to the *Draba*-flora of Greenland. III. Svensk Botanisk Tidskr. 25, H. 4. pp. 465—494. 1931 — 9. Gelting P. Studies on the Vascular plants of East Greenland between Franz Josef Fjord and Dove Bay. Meddelelser om Grenland. 101. № 2 1934. — 10. Nordhagen R. Studien über die skandinawischen Rassen des *Papaver radicatum* Rottb., sowie einige mit denselben verwechselte neue Arten. Bergens Museums Arbok, 1931, Naturvidenskapelig rekke, № 2.—11. Steffen H. Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie von Nowaja Semlja-Waigatsch und Kolgujew. Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XLIV (1928), Abt. II, SS. 283—361. — 12. Tolmatchev A. Contributions to the Flora of Vaigats and of the mainland coast of the Yugor Straits. Trav. Mus. bot. de l'Acad. des Sc. de l'URSS, f. XIX, pp. 121 – 154, 1926.

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

Б. В. ГРОЗДОВ

О бересклете европейском

(Получено 1/II 1935)

Бересклет европейский (*Evonymus vulgaris* L.; син. *Ev. europaea* L.)—кустарник или небольшое деревцо, содержащее гуттаперчу. В „Флоре Средней России“ П. Маевского говорится о нем как о растении, встречающемся „по опушкам, лесистым склонам и берегам рек. Очень обыкновенно и обильно в черноземной полосе средней части нашей области, к востоку реже, на западе переходит границу чернозема (одичалое в Московском и Бронницком у.)“. В связи с отсутствием достаточных данных о распространении бересклета европейского интересно будет отметить его естественный ареал в пределах Западной области. Он очерчивается линией Козельск-Брянск-Брасово и границей с соседними Московской и Курской областями. Отдельные пункты его местонахождения будут: 1) Козельское Лесопромышленное Хозяйство (ЛПХ), д. Грязна (близ ст. Киреевская); 2) пойма р. Снежеть, в пределах Брянского района; 3) Брассовский ЛПХ, дача Надеждинская; 4) парк коммуны „Авангард“ (Шаблыкино); 5) Новозыбковский ЛПХ, хут. „Любин“; 6) уроч. „Локоть“ близ Брасова; 7) парк Овощного техникума в г. Жиздре и 8) парк „Петровичи“, близ г. Рославля. В последних пяти пунктах (4—8), видимо, введен искусственно из лесу.

Растет он преимущественно на бывших поймах, склонах оврагов и междуовражных плато, на участках с более или менее богатой и свежей почвой. Например, слоистая пойма у р. Снежеть имела окрашенный гумусом горизонт до 40 см. В Козельском ЛПХ почвы относились к дерново-слабоподзолистым крупнопылеватым суглинкам на лессовидных, в Шаблыкине — к деградированным черноземам и т. д. Бересклет европейский, искусственно разведенный, чувствовал себя вполне удовлетворительно и на песчаных почвах, подстилаемых глауконитовыми песками и фосфоритами (Учебноопытное хозяйство Брянского лесного института). В лучших условиях он достигал размеров небольшого деревца. Например, по пойме р. Снежеть Брянского района бересклет европейский имел средний диаметр 4 см (максимум 9 см), среднюю высоту 3,5 м (максимум 5 м). Средний возраст кустов — 12—15 лет. Самый старый, усохший экземпляр бересклета европейского имел у основания 13 см в диаметре и возраст 25 лет. Вокруг него образовалась целая рощица более молодых, вегетативного происхождения. В дубовом средневозрастном насаждении Козельского ЛПХ наибольший размер бересклета был отмечен диаметром 3—4 см и высотой 2,5—3 м. Размножение бересклета европейского на поймах шло главным образом вегетативным способом (отводки и корневые отпрыски). В лесу же, где обильный злаковый покров отсутствовал, размножение шло преимущественно семенным путем. Обильным по плодоношению нужно считать 1933 г., когда кусты казались красными от висящих на ветвях плодов. Например, на одном из кустов (5 стволиков), встреченном на вырубке Брянского ЛПХ, было обнаружено около 1500 коробочек! В 1934 г. плодоношение или не наблюдалось вовсе (Снежеть) или было очень слабым (Козельский ЛПХ).

Массовое цветение бересклета европейского было отмечено в 1934 г. 18—21/V. Для сравнения приводим справку, что цветение бересклета бородавчатого в том же году происходило 12—18/V. Созревание плодов отмечено в начале октября. В это время листва играет в красных осенних тонах, дающих самые разнообразные и эффектные оттенки. С середины октября листья сильно опадают, обнажая кусты и делая более заметными висящие красноватые коробочки. В это время семена начинают склевываться птицами. Семена в начале появления из коробочки — белые, а потом делаются розовато-фиолетовыми и светлокоричневыми. Окружены оранжевой оболочкой. Зародыш семени — желто-зеленого цвета.

Встреченные естественные заросли бересклета уже при беглом обследовании показали большую изменчивость в признаках у отдельных стволов. Особенно выделились некоторые разновидности, которые мы и попытаемся ниже описать.

Evonymus europaea L.	*Evonymus europaea v. atrorubens*
Высота средняя 3,5 м, макс. 5 м.	Высота средняя 2—3 м, макс. 4 м.
Побеги обычно округлые или слабо гранистые, с незначительным беловатым налетом (местами) осенью.	Побеги цилиндрические, довольно тонкие, с заметным беловатым налетом осенью.
Листья: черешок 1,0 см, листовая пластинка длиной около 10 см, шириной 5 см.	Листья: черешок 1,1 см, листовая пластинка длиной около 9 см, шириной 4,5 см.
На мелких веточках по 2—3 соцветия и в каждом соцветии по 2—3 цветка.	На мелких веточках по 3—4 соцветия и в каждом соцветии по 3—4 (6) цветка.
Коробочки розовой окраски, на конце притупленные, довольно большие по размерам.	Коробочки красной окраски, на конце притупленные, мелкие.
(100 коробочек без семян имеют объем 147 см^3 и вес 32 г).	(100 коробочек без семян имеют объем 133 см^3 и вес 20 г).
Семена светлокоричневатые с оранжевой оболочкой.	Семена коричневато-розовые с оранжевой оболочкой.
(100 семян свежих имеют объем 21 см^3 и вес 11 г).	(100 семян свежих имеют объем 18 см^3 и вес 9 г).
Разновидность встречена: 1) на пойме р. Снежеть (Брянского района); 2) в уроч. „Локоть“ Брасовского района; 3) в д. „Грязна“ Козельского ЛПХ.	Разновидность встречена: 1) на пойме р. Снежеть (Брянского района; 2) в уроч. „Локоть“, Брасовского района.

Кроме указанных разновидностей можно отметить разновидность с пробковыми гранями. Она имеет следующие особенности. Побег ясно четырехгранный, налета нет. По граням пробковые выросты (например, на одном из кустов на побегах первого года имелись пробковые выросты 1 мм, на побегах второго года — 2 мм, а единичные участки каймы пробки достигали даже 3 мм). По другим признакам указанная разновидность стоит близко к разновидности *Evonymus europaea* v. *atrorubens*. Встречена: 1) на пойме р. Снежеть Брянского района; 2) в Козельском ЛПХ, д. Грязна (на вырубке). Обычно на открытых местах.

Оригинальный экземпляр бересклета европейского был найден в саду „Петровичи" близ г. Рославля. Бросались в глаза сильное опушение листьев (нижняя поверхность, черешок) и более удлиненные почки, с розоватым краем, напоминающие почки *Ev. latifolia*. Кроме курчавых волосков у основания листа, которые встречаются и у выше рассмотренных бересклетов, на нижней стороне, по нервам, на черешке — наблюдались беловатые, лентовидные волоски (лупа!), а на нижней поверхности среди петель жилок большое количество хорошо заметных (лупа!) беловатых железок. Правда, эти железки, но в меньшем количестве, наблюдались и у других разновидностей европейского бересклета. По другим признакам данный экземпляр напоминал *Evonymus europaea* v. *atrorubens*. На плодущих ветвях листья были довольно мелкие (8 см длиной и 3 см шириной) и узкие. На молодых побегах — 12 см длиной и 4,3 см шириной с черешком в 1,1 см.

В Козельском ЛПХ отмечены разновидности: *Evonymus europaea* (типичная) и с более ланцетными листьями, заостренными к краям, (*Evonymus europaea* f. *angustifolia* Dipp.). Там же в лесу найдена пестролистная форма. Нахождение в бересклете европейском гуттаперчи (согласно исследованию доцента Брянского лесного института В. А. Богомаза) делает этот кустарник весьма интересной породой для будущих лесов. Особенно интересно сочетание из древостоя лиственницы сибирской и ясеня обыкновенного с подлеском из бересклета. Такие, высокопроизводительные древостои нам приходилось видеть в одном из ЛПХ Западной области (близ Козельска). К сожалению бересклет европейский, как светолюбивый кустарник, в указанных условиях сильно угнетен.

B. GROZDOV

Der gemeine Spindelbaum (Evonymus europaea L.)

Zusammenfassung

Das natürliche Areal des gemeinen Spindelbaumes (*Evonymus europaea* L., syn. *Ev. vulgaris*) im Westgebiet der USSR ist durch die Linie Koselsk — Brjansk — Brassowo und die anliegenden Moskauer und Kursker Gebiete begrenzt. Das höchste Wachstum erreicht der Spindelbaum im Überschwemmungsgebiet des Flusses Snjeshetj im Brjansker Bezirk, wo er 3,5 m Höhe (bis 5 m) und 4 cm Stammdurchmesser (bis 9 cm) erreicht. Die charakteristischen Merkmale zeigen grosse Abweichungen. Am verbreitetsten sind: *Ev. europaea* L. (typisch) und *Ev. europaea* v. *atrorubens* (ihre Charakteristik wird beigelegt). Man trifft zwei Abarten: 1) die Abart mit rippenförmigen Korkauswüchsen und 2) die Abart mit stark behaarten Blättern und Stielen.

А. И. ЛЕСКОВ

Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцова моря

(Получено 19/VI 1933)

На Малоземельском побережьи Баренцова моря приморские луга достигают наибольшего распространения в самой северной части Малоземельской тундры, между Печорским заливом и Колоколковой губой. Эта часть Малоземельской тундры представляет обширную низменность, сложенную передутыми песками и возникшую в результате последней регрессии моря. Пониженная, едва возвышающаяся над уровнем моря прибрежная часть этой низменности представляет, повидимому, наиболее молодую, недавно вышедшую из-под моря террасу с множеством остаточных соленых озер, соединенных друг с другом и морем глубокими протоками, в которых направление течения меняется дважды в сутки, в зависимости от чередования приливов и отливов. Это влияние приливов и отливов сказывается даже в столь удаленных от берега моря озерах, как, например, в озере Хунавей, лежащем в 25 км (по течению протока) от Захребетной губы, или в крайнем южном озере системы р. Песчанки, расположенном в 25—30 км (по прямой линии) от берега Баренцова моря и т. д. Между прочим соленые озера в своем распространении приурочены главным образом к тем частям террасы, которые являются как бы продолжением ныне существующих морских заливов, причем каждому более или менее крупному заливу соответствует одна, реже две-три системы озер. Каждая озерная система в свою очередь состоит из нескольких крупных и многих мелких озер, соединенных друг с другом сильно меандрирующими протоками. В недалеком прошлом эти озера представляли, повидимому, наиболее глубокие части морских заливов и возникли под влиянием того же процесса регрессии моря, которому обязаны своим существованием и первые морские террасы. Подтверждением этого предположения может служить, прежде всего, распространение и общий характер соленых озер. Последние, как мы уже указывали выше, лежат на уровне моря и имеют с ним непосредственную связь, вследствие чего приливная волна вызывает в них подъем воды лишь немногим меньший, чем на берегу моря. Это явление между прочим указывает на то, что базис эрозии протоков, а следовательно и озер равен нулю. Кроме того, вся конфигурация первой террасы, на которой расположены соленые озера, с достаточной ясностью отражает в себе очертания бывших морских заливов, которые как-раз совпадают с современным расположением озерных систем. Особенно же резко генетическая связь соленых озер с современными заливами проявляется в глубине Нерпичьей губы, которая расположена у южного основания мыса Русский заворот. Здесь узкая губа заполняет восточную часть впадины между двумя параллельными древними дюнами, а далее на запад тянется низменная и такая же узкая первая терраса с остаточными озерами.

Еще более убедительным примером является озерная система р. Песчанки. Эта озерная система в сущности представляет одно громадное озеро (до 30 км длиной) с сильно рассеченной береговой линией, соединяющееся с Баренцовым морем узким протоком, всего лишь в 2—3 км длиной. Этот проток (р. Песчанка) прорезывает движущуюся дюну, которая его медленно засыпает. По характеру рельефа и очертанию берегов озера можно предполагать, что в недалеком прошлом этот проток был неизмеримо шире, и тогда озерная система р. Песчанки представляла узкую губу, подобную Колоколковой губе.

Дно озер и протоков, а в равной степени и современных морских заливов, выстлано своеобразными сивочерными илистыми отложениями, что между прочим также говорит за реликтовый характер соленых озер. Эти илистые отложения участвуют также в сложении большей части первой террасы и являются характернейшим субстратом приморских лугов. Они всегда почти содержат в значительном количестве полуторную окись железа и марганца, а местами также метан и сероводород. Наощупь они тонко-иловатые, в сыром виде легко скатываются, а в сухом ссыхаются и трескаются. Химический состав этих илистых грунтов нам не известен, но a priori можно допустить, что они всегда в большей или меньшей степени засолены. Вследствие своей слабой проницаемости илистые грунты легко подвергаются заболачиванию, особенно в наиболее удаленных от берега частях террасы. Кроме того, в силу той же слабой проницаемости они слабо оттаивают, и поэтому даже у самого берега протоков и озер, на глубине 70—80 см, почти всегда залегает вечная мерзлота, несмотря на постоянное заливание относительно теплыми морскими водами.

По берегам заливов и соленых озер всюду, где происходит хотя бы редкое и кратковременное заливание или обрызгивание солеными водами, распространены приморские луга. Таким образом приморские луга в своем распространении тесно связаны с определенным солевым режимом, который, повидимому, и является определяющим экологическим фактором. В зависимости от частоты и длительности заливания солеными водами все приморские луга можно разделить на три группы или уровня. К первому (низкому) уровню относятся луга, расположенные на наиболее пониженных участках, заливаемых каждым более или менее сильным приливом; к среднему уровню принадлежат луга на более возвышенных участках террасы, заливаемых только в очень сильные приливы и прибои и, наконец, к лугам высокого уровня — участки, никогда не заливаемые, а только обрызгиваемые солеными водами.

Длительно и часто заливаемые луга низкого уровня встречаются обычно узкими (в 0,5—2 м ширины) полосами по илистым берегам морских заливов и соленых озер. Их растительный покров исключительно однообразен и представляет яркозеленый, плотный, но низкий (от 2 до 4 см высотой) ковер из вегетативных стелющихся и укореняющихся побегов *Glyceria vilfoidea* с единичной примесью *Carex subspathacea* и *Stellaria humifusa*.

Значительно реже луга низкого уровня образуют более или менее крупные массивы. Один из таких массивов был встречен нами на берегу Баренцова моря в 5—6 км к юго-западу от устья р. Песчанки.

Этот массив расположен в обширной озерной котловине с илистыми, вязкими грунтами и в сущности представляет комплекс из лугов низкого и среднего уровня. Через весь массив проходит проток, соединяющий озеро с морем, по которому при сильных северных и северо-западных ветрах пригоняется большое количество морской воды, заливающей весь массив. При этом затопление лугового комплекса происходит неравномерно. Более возвышенные участки среднего уровня затопляются в меньшей степени и раньше обсыхают, чем участки низкого уровня. Последние в силу медленного спада вод, которому препятствует низкая дюна, проходящая между луговым массивом и берегом моря, надолго заливаются водой и частично вымокают. Поэтому среди этого массива довольно много пятен голого, илистого субстрата, соответствующих наиболее пониженным местам, лишенным естественного стока.

Общий характер растительности лугов низкого уровня в данном массиве тот же, что и на узких полосках этого типа по берегам заливов и соленых озер. Здесь также господствует *Glyceria vilfoidea*, образующая низкий, плотный покров из вегетативных и генеративных побегов. Местами к *Glyceria vilfoidea* примешаны единичные экземпляры *Carex subspathacea* и *Stellaria humifusa*, которые встречаются преимущественно на границе с участками лугов среднего уровня.

Между прочим подобного типа массив, но несколько меньшего размера, был встречен также и на берегу озера Песчанка.

Совершенно иной характер имеет обширный сплошной массив лугов низкого уровня по берегу Нерпичьей губы, у южного основания мыса Русский заворот. Этот массив расположен на южном, низменном и плоском берегу и граничит на севере с полосой движущихся песков, являющихся продолжением дюны, простирающейся через весь мыс Русский заворот. Ветры северной половины горизонта, господствующие в этом районе, вызывают перемещение песков с северного берега косы на южный, что в свою очередь ведет к постепенному засыпанию песком указанного лугового массива. Вследствие этого данный луговой массив имеет с поверхности мощный слой эоловых песков, перекрывающих характерные для приморских лугов илистые отложения. Это обстоятельство не могло не отразиться на общем характере растительного покрова. Последний представляет почти открытую группировку из той же *Glyceria vilfoidea*, между стеблями которой остаются участки голого песчаного субстрата, покрытого коркой из нитчатых водорослей. Таким образом постоянное, хотя и слабое засыпание лугов низкого уровня песком влечет за собой угнетение *Glyceria vilfoidea*, что и выражается в общей изреженности травостоя и в появлении корки из нитчатых водорослей, развитие которой, повидимому, вызвано постоянной и высокой влажностью песчаного субстрата, а также слабым развитием травостоя, почти исключающим конкуренцию.

Несмотря на то, что в обоих случаях мы имеем почти чистые заросли *Glyceria vilfoidea*, все же с фитоценологической точки зрения это будут различные группировки.

В первом случае мы имеем простейшую по своему строению растительную ассоциацию, эдификатором которой является *Glyceria vilfoidea*. Приспособленная к данным условиям существования, благодаря характеру роста своих вегетативных побегов *Glyceria vilfoidea* устраняет возможность вторжения других видов в эту ассоциацию, придавая ей устойчивость.

Совершенно иной характер носят открытые группировки из *Glyceria vilfoidea* на берегу Нерпичьей губы. Здесь *Glyceria vilfoidea* является явно отмирающим элементом растительного покрова, сохранившимся от некогда распространенных здесь и ныне занесенных песком приморских лугов. Отмирающая *Glyceria vilfoidea*, конечно, ни в коей мере не является эдификатором, так как при создавшихся условиях ее жизненность, а тем самым и способность конкурировать, чрезвычайно низка, на что между прочим и указывает не сомкнутый, сильно изреженный травостой. Однако отсутствие в местной флоре высших сосудистых растений, приспособленных к существованию на сырых, засоленных и постоянно нарастающих песках, замедляет процесс естественного вымирания *Glyceria vilfoidea*. Впрочем не исключена возможность, что такими конкурирующими с *Glyceria vilfoidea* растениями являются нитчатые водоросли, которые, как мы уже указывали выше, образуют корку на поверхности субстрата. Это предположение имеет некоторое основание, тем более, что на участках, расположенных ближе к дюне и следовательно раньше засыпанных песком, *Glyceria vilfoidea* полностью отсутствует, но корка из водорослей развита прекрасно.

Итак приморские луга низкого уровня в районе наших исследований представлены двумя близкими ассоциациями, из которых последняя есть в сущности частный случай первой и находится в стадии естественного угасания.

Приморские луга среднего уровня несравненно разнообразнее по своему составу и представлены относительно большим количеством растительных группировок. Подобно лугам низкого уровня они также приурочены к низменным берегам морских заливов, соленых озер и протоков, но развиты обычно на более возвышенных элементах мезорельефа, заливаемых только в очень сильные приливы, сопровождаемые штормами.

Крупные массивы (в 5—10 и более га) лугов среднего уровня довольно обычны. Они были отмечены нами по берегам озерных систем, тяготеющих к заливам: Кузнецкая, Захребетная, Нерпичья губа, а также по новейшим террасам соленых озер системы р. Песчанки.

По характеру растительного покрова луга среднего уровня представляют очень пеструю и сложную мозаику из различных по флористическому составу растительных группировок, представленных в большинстве случаев мелкими участками. Столь пестрое сочетание различных в своих существенных чертах растительных группировок, сменяющих друг друга, при почти неизменяющихся энтопических условиях, есть, повидимому, результат исторических причин, на которых мы остановимся ниже.

Флора лугов среднего уровня относительно бедна и насчитывает всего лишь 14 видов цветковых растений, образующих однако сравнительно большое количество существенно различных комбинаций. Наибольшее значение в сложении травостоя этих лугов имеют: *Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia Fisheri* и *Carex subspathacea*, которые порознь или вместе являются доминантами большинства ассоциаций.

В прибрежной, наиболее часто заливаемой части полосы лугов среднего уровня развиты простые по своему строению луговые ассоциации, большей частью представленные чистыми или почти чистыми зарослями *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri*.

Чистые заросли *Carex subspathacea* в большинстве случаев бывают выражены в виде узких (1-2 м шириной) полос, простирающихся по границе заливания приливами нормальной высоты. В этих условиях *Carex subspathacea* достигает лучшего развития и дает сплошной сомкнутый травостой, высотою 12—15 мм при покрытии в 80—85%. Значительно реже заросли *Carex subspathacea* образуют более или менее крупные массивы. Последние были встречены только на обширной озерной террасе к югу от устья р. Песчанки, где они образуют микрокомплекс с зарослями *Glyceria vilfoidea* и *Dupontia Fisheri.*

Заросли последней носят в обнцем тот же характер, что и заросли *Carex subspathacea,* но имеют значительно меньшее распространение и только по берегам р. Кузнецкой встречаются относительно часто. *Dupontia Fisheri* в этих условиях, подобно *Carex subspathacea,* достигает наилучшего развития и образует плотный (покрытие 90—95%) травостой в 20—25 см высотой.

Наряду с чистыми зарослями указанных выше растений в прибрежной полосе встречаются также и более сложные группировки, представляющие очень простые сочетания 2-3 видов. Из этих группировок прежде всего следует отметить группировку *Carex subspathacea — Glyceria vilfoidea,* которая характерна для участков, переходных к лугам низкого уровня, и является как бы связующим звеном между лугами низкого и среднего уровня. Количественные соотношения основных компонентов этой группировки очень непостоянны и изменяются в ту или другую сторону, в зависимости от частоты и длительности заливания. Изредка встречаются также переходные группировки, в которых наряду с *Carex subspathacea* и *Glyceria vilfoidea* большое распространение имеет *Stellaria humifusa.*

В условиях, типичных для приморских лугов среднего уровня, мы находим ряд других, столь же просто построенных растительных группировок, которые прекрасно иллюстрируют путь постепенного развития растительных группировок зарослевого типа в более сложные фитоценозы, с более сложными фитоценологическими отношениями.

Мы уже указывали выше, что для приморских лугов среднего уровня очень характерны чистые заросли *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri,* с которыми в большей или меньшей степени связаны все остальные растительные группировки приморских лугов этого типа.

Внешне эта связь выражается в некоторой общности флористического состава данных группировок, но обусловлена она, повидимому, генетически. Так, проникновение в заросли *Carex subspathacea* таких видов, как *Calamagrostis deschampsioides, Dupontia Fisheri* и *Potentilla anserina,* вызывает появление соответствующих группировок: *Carex subspathacea — Dupontia Fisheri* и *Carex subspathacea — Potentilla anserina.* Одновременно проникновение в заросли *Dupontia Fisheri* таких растений, как *Stellaria humifusa* и *Carex subspathacea,* дает начало группировкам: *Dupontia Fisheri — Stellaria humifusa* и *Dupontia Fisheri — Carex subspathacea* (= *Carex subspathacea — Dupontia Fisheri*). Эти растительные группировки конечно не идентичны в фитоценологическом отношении чистым зарослям, но в то же время по условиям своего местообитания ничем существенным от них не отличаются. Повидимому, развитие отмеченных растительных группировок иначе не может быть объяснено, как только случайностью. Из зачатков различных растений, случайно занесенных в заросли *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri,* выживают и размножаются: *Potentilla anserina, Stellaria humifusa, Calamagrostis deschampsioides* и, может быть, немногие другие. Во всяком случае нами, кроме отмеченных растений, в подобных условиях существования, и то изредка, были констатированы только: *Matricaria grandiflora*, *Festuca rubra* и *Plantago Schrenkii*, которые, однако, нигде не имели оценки обилия выше sparse. Само собой разумеется, что отмеченными выше видами не исчерпывается все разнообразие растений, зачатки которых тем или иным путем заносятся в заросли *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri*, но оказываются нежизненными при данных экологических или фитоценологических условиях.

Таким образом по отношению к даниым условиям всю флору района можно разделить на три группы видов, а именно: 1) виды, приспособленные к данным экологическим условиям и легко распространяющиеся в зарослях *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri*, например *Stellaria humifusa*, *Calamagrostis deschampsioides*; 2) виды, приспособленные к данным экологическим условиям существоваиия, но подавляемые в своем развитии мощным покровом из *Carex subspathacea* и *Dupontia Fisheri*, например: *Plantago Schrenkii*, *Matricaria grandiflora*; 3) виды вообще не приспособленные к экологическим и фитоценологическим условиям прибрежной части лугов среднего уровня.

Естественно, что наиболее существенное значение в развитии лугов среднего уровня имеет первая группа. Растения этой группы размножаются главным образом путем образования надземиых (*Potentilla anserina* и отчасти *Stellaria humifusa*) и подземных побегов (*Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia Fisheri*, *Carex subspathacea*). Попав в заросли *Carex subspathacea* или *Dupontia Fisheri*, они образуют диффузионное пятно, которое постепенно увеличивает свои размеры за счет чистой заросли. Этот процесс можно проследить начиная от появления первых индивидов до образования вполне сложившихся простых, двучленных группировок.

Из растительных группировок этого типа более распространенной является группировка *Carex subspathacea* — *Calamagrostis deschampsioides*, которая в виде узкой полосы (шириной 5—12 м) простирается по берегам соленых протоков и озер, например по берегу р. Кузнецкой, р. Синги, по берегу Кузнецкой губы, а также по островам устья р. Хунавей. Она всегда приурочена к плотным, илистым морским отложениям с мерзлотой на глубине 75—80 см (июль—август).

Травостой относительно плотный (покрытие до 95%), двухъярусный. Первый ярус высотой в 20—25 см образован метелками *Calamagrostis deschampsioides*, второй более низкий (14—17 см)— *Carex subspathacea*.

В сложении травостоя, примерно в равных количественных соотношениях, участвуют *Carex subspathacea* cop.$_2$ и *Calamagrostis deschampsioides* cop. $_{1-2}$. Кроме того, изредка встречаются на некоторых участках единичные экземпляры *Matricaria grandiflora* и *Festuca rubra*.

Несравненно реже встречается группировка типа *Carex subspathacea* — *Dupontia Fisheri*. Растительные группировки этого типа были встречены по берегу р. Кузнецкой, в озерной котловине к юго-западу от устья р. Песчанки и на островах в устьи р. Хунавей. В последнем пункте они, между прочим, образуют довольно крупные массивы площадью в 1—1,5 га.

Почвы под лугами этого типа — мощный, илистый морской аллювий, без следов мерзлоты на глубине 1 м.

Травостой плотный (покрытие 85—90%), двухъярусный. Первый ярус образован метелками *Dupontia Fisheri* (40 см), второй—*Carex subspathacea* (20—24 см).

Основу травостоя составляют: *Carex subspathacea* sp.—cop.$_3$ и *Dupontia Fisheri* sp.—cop.$_3$, кроме того изредка на некоторых участках и большей частью группами встречаются: *Festuca rubra* sol., *Stellaria humifusa* sp., *Plantago Schrenkii* sp.

Еще менее широкое распространение имеет группировка *Dupontia Fisheri — Stellaria humifusa*, которая была констатирована лишь в нескольких пунктах по берегу р. Кузнецкой, где она представлена сильно вытянутыми участками, шириной и 5—6 м. Она также развита на илистом субстрате с мерзлотой, залегающей (23/VII) на глубине всего лишь в 60 см.

Плотный двухъярусный травостой этой группировки состоит из *Dupontia Fisheri* cop.$_2$ и *Stellaria humifusa* cop.$_2$.

Что же касается группировки *Carex subspathacea — Potentilla anserina*, то она была отмечена всего лишь в одном пункте по южному берегу Кузнецкой губы (к востоку от устья р. Кузнецкой) и, повидимому, представляет большую редкость в районе. В указанном пункте эта группировка представлеиа небольшим участком в 20—25 м шириной и характеризуется плотным (покрытие до 85%) травостоем, состоящим из: *Carex subspathacea* cop.$_3$, *Potentilla anserina* cop.$_1$, *Calamagrostis deschampsioides* sp. и *Dupontia Fisheri* sp.

Два последние вида встречаются вреимущественно группами и не имеют существенного значения в сложении травостоя.

Несомненно, что все разнообразие растительных группировок подобного типа здесь не учтено и теоретически можно допустить существование и других столь же простых сочетаний, например *Carex subspathacea — Stellaria humifusa* или *Dupontia Fisheri — Calamagrostis deschampsioides*, а также чистых зарослей *Calamagrostis deschampsioides* и *Stellaria humifusa*, хотя бы даже и на очень ограниченных участках.

Дальнейшее развитие растительных группировок приморских лугов рисуется нам в виде постепенного усложнения строя фитоценозов, путем внедрения в них все новых и новых видов. Так, например, проникновение *Dupontia Fisheri* и *Stellaria humifusa* в группировки типа *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides* дает новые сочетания: *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides — Dupontia Fisheri* и *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides — Stellaria humifusa*.

Первая из этих ассоциаций распространена в прибрежной части лугов по р. Синге, где и образует узкие полосы в 4-5 м шириной.

Для нее характерен слабо- и мелкокочковатый микрорельеф (кочки в 10—12 см высотой и диаметром), существенно не влияющий на распространение растений внутри ценоза. Почвы здесь, как и в других ассоциациях лугов среднего уровня — тяжелые илистые, с мерзлотой на глубине 70—80 см (18/VIII).

Травостой плотный (покрытие 80—85%), двухъярусный. В первом ярусе (27—35 см) метелки *Calamagrostis deschampsioides* и *Dupontia Fisheri*; во втором (20—24 см) *Carex subspathacea*.

Состав травостоя: *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_{1-2}$; *Dupontia Fisheri* cop. $_{1-2}$; *Carex subspathacea* cop.$_2$.

Участки этой ассоциации, но расположенные дальше от берега (например в долине р. Синги), несут следы мохового покрова, состоящего из *Bryum caespiticium* sp. и *Drepanocladus uncinatus* sp.

Вторая ассоциация встречается примерно в тех же условиях и была констатирована по берегам р. Синги, а также по пологим берегам соленого озера Нижняя Песчанка. В последнем пункте данной группировке принадлежит большая часть всего лугового массива, равная ориентировочно 2-3 га.

Травостой в этой ассоциации достигает большой плотности (покрытие 95—100%) и имеет трехъярусное строение. Первый ярус (до 25 см) образован метелками *Calamagrostis deschampsioides*; второй (17—18 см)—*Carex subspathacea* и третий (6—8 см)—*Stellaria humifusa*. Состав травостоя: *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_{3-2}$; *Carex subspathacea* cop.$_{2-3}$ и *Stellaria humifusa* sp—cop.$_1$. По берегам озера Нижняя Песчанка в пределах этой ассоциации встречается также в мелких плешинах травостоя *Bryum nedomense* sp.

Моховой покров, вообще говоря, мало характерен для приморских лугов среднего уровня, и нахождение в данной ассоциации отдельных дерновинок *Bryum nedomense* объясняется непосредственным соседством ее с другой, чрезвычайно близкой по характеру травостоя ассоциацией, в которой моховой покров достигает прекрасного развития. Последняя является исключением из ряда других ассоциаций приморских лугов среднего уровня и была встречена только на плоских размывах низменного берега соленого озера Нижняя Песчанка, где развита у самой воды и подвергается относительно частым затоплениям солеными водами.

От предыдущей ассоциации (несколько более удаленной от берега озера) она отличается только хорошо развитым моховым покровом из *Bryum nedomense*, имеющим оценку обилия—cop.$_3$. Что же касается травостоя, то он, кроме несколько меньшей плотности (покрытие 80%), ничем существенным не отличается от предыдущей ассоциации и состоит из *Calamagrostis deschampsioides* sp — cop.$_1$, *Carex subspathacea* cop.$_3$ и *Stellaria humifusa* cop.$_1$. Повидимому, *Bryum nedomense* является одним из немногих представителей зеленых мхов, переносящих сравнительно частые и длительные затопления солеными водами, чем и объясняется его произрастание в прибрежной полосе приморских лугов среднего уровня, а также успешная, по внешнему виду, конкуренция с *Carex subspathacea* и *Stellaria humifusa*.

В некотором отдалении от берегов моря и соленых озер, там, где в меньшей степени сказывается влияние приливов, начинается распространение ассоциации с более сложным морфологическим строением. При этом основа флористического ядра этих ассоциаций состоит из тех же видов, которые в более простых комбинациях свойственны прибрежной части приморских лугов среднего уровня. Здесь также в большинстве случаев доминантами являются: *Carex subspathacea*, *Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia Fisheri*, но само собой разумеется, что их роль, как эдификаторов, в этих экологических условиях несколько иная, что и находит свое отражение в составе травостоя.

Наиболее характерной для этой полосы приморских лугов среднего уровня является ассоциация *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides — Chrysanthemum arcticum*.

Эта ассоциация встречается очень часто, участками различных размеров и конфигурации и была констатирована по берегам р. Кузнецкой, Хунавей, Синги, а также по берегам Кузнецкой губы и Печорского залива у Каюцкого и Кузнецкого носа. Она обычно бывает приурочена к плоским участкам с резко выраженным мелкокочковатым микрорельефом. Кочки высотой 20—40 см всегда сближены и разделены узкими ямчатыми промежутками. Почва иловатая, с мерзлотой на глубине 50—60 см.

Травостой довольно плотный (покрытие 85—90%), трехъярусный.

В первом ярусе (40—45 см): *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_1$—cop.$_2$, *Festuca rubra* sp.—cop.$_2$ и *Carex glareosa* 0—sp.; во втором (25—70 см): *Carex subspathacea* cop.$_1$—cop.$_3$, и в третьем (10—15 см): *Cerastium Fischerianum* sp., *Sedum rhodiola* sp., *Parnassia palustris* 0—sp., *Plantago Schrenkii* 0—sol., *Chrysanthemum arcticum* sp.—cop.$_1$, *Matricaria grandiflora* 0—sp.

Участки этой ассоциации, расположенные в условиях, переходных к лугам высокого уровня, очень часто несут зачатки мохового покрова, представляющие отдельные дерновинки *Drepanocladus uncinatus* и *Oncophorus Wahlenbergii.*

Ассоциация *Carex subspathacea—Calamagrostis deschampsioides—Chrysanthemum arcticum* является дальнейшей стадией в развитии ассоциации *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides*, что прекрасно видно из сопоставления обеих ассоциаций.

Здесь же, в этой же полосе приморских лугов среднего уровня, встречается и ряд других ассоциаций, большей частью близких по своему строению к только-что описанной выше. Мы остановимся лишь на тех ассоциациях, которые иллюстрируют переход к лугам высокого уровня.

На приморских лугах, в большинстве случаев, мы имели очень постепенный, почти незаметный на-глаз, переход от лугов среднего уровня к лугам высокого уровня. Резкая смена лугов одного уровня лугами другого уровня наблюдается значительно реже и при этом только там, где приморская терраса спускается к воде мелкими уступами в 40—50 см высотой.

В первом случае полоса, связывающая луга обоих уровней, несет промежуточные ассоциации, отражающие в своем строении условия этой переходной полосы.

Переходный характер этих ассоциаций обнаруживается прежде всего в появлении следов торфонакопления, а также в постоянном присутствии большого количества зеленых мхов, образующих местами сомкнутый ярус. Весьма вероятно, что оба явления взаимно обусловлены, и процесс развития их идет параллельно.

Примером таких переходных ассоциаций могут служить ассоциации: *Carex subspathacea — Festuca rubra — Parnassia palustris* и *Carex subspathacea — Festuca rubra — Senecio campester.*

Первая из этих ассоциаций встречается на лугах по реке Кузнецкой и Синге в условиях, мало чем отличающихся от типичных для среднего уровня. Поверхность этих лугов также слабо- и мелкокочковатая; почва иловатая. Торфянистый горизонт в ней едва выражен и измеряется всего лишь в 1—2 см, но моховой покров уже достаточно хорошо развит, и мхи достигают оценки обилия cop.$_2$.

Травостой в этой ассоциации средней плотности (покрытие 60—70%), двухъярусный.

В первом ярусе (высота 40—50 см): *Calamagrostis neglecta* cop.$_1$ *Festuca rubra* cop.$_1$ и *Rumex ariifolius* sp.; во втором (высота 15—20 см): *Carex rariflora* cop.$_1$. *Carex subspathacea* cop.$_2$, *Cerastium Fischerianum* sp., *Sedum rhodiola* sp., *Parnassia palustris* cop.$_1$, *Gentiana tenella* sol. и *Chrysanthemum arcticum* sp.

Моховой покров средней мощности с покрытием в 40—50% и состоит из *Drepanocladus uncinatus.*

Вторая ассоциация была встречена только на лугах по р. Синге, где приурочена к мелко-, но сильно-кочковатым участкам с кочками в 30 см высотой и узкими, ямчатого типа, межкочиями. Почва иловатая с большой примесью торфянистых частиц, уменьшающихся в количестве по направлению сверху вниз. Поверхностный торфянистый горизонт хорошо выражен и достигает мощности 3-4 см. Мерзлота залегает на глубине 54 см (17/VIII).

Травостой средней плотности (покрытие около 60—70%), двухъярусный. В первом ярусе (средняя высота около 40 см): *Calamagrostis neglecta* sp., *Festuca rubra* cop.$_1$ и *Rumex ariifolius* sp.; во втором (средняя высота—12 *см!*): *Carex subspathacea* cop.$_{1-2}$; *Cerastium Fischerianum* sp.; *Sedum rhodiola* sp.; *Senecio campester* cop.$_1$ и *Senecio congestus* sol.

Моховой покров средней мощности (покрытие около 50%) и состоит из *Drepanocladus uncinatus* cop.$_2$ и *Oncophorus Wahlenbergii* sp.

В некоторых, правда очень редких, случаях луга среднего уровня граничат непосредственно с песчаной, более древней террасой и тогда, благодаря сносу с этой террасы песка, на них мы имеем супесчано-иловатые почвы, избыточно увлажненные пресными грунтовыми водами. В подобных случаях развиваются несколько отличные группировки, примером которых может сдужить ассоциация *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides — Koenigia islandica*, описанная в долине р. Синги. Эта ассоциация имеет мелко- и сильно-кочковатую поверхность и избыточно-увлажненные супесчано-иловатые почвы, с мерзлотой на глубине 70—80 см.

Травостой средней плотности (50—60% покрытия) и состоит из: *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_1$, *Festuca rubra* sp., *Carex subspathacea* cop.$_2$, *Koenigia islandica* sp—cop.$_1$, *Rumex ariifolius* sp. и *Stellaria humifusa* sp.

Моховой покров более или менее хорошо развит (покрытие до 75%) и состоит из *Drepanocladus* spec. cop.$_1$ и *Bryum* spec. sp.

В общем приморские луга среднего уровня всех обследованных нами луговых массивов чрезвычайно похожи друг на друга как по общему облику, так, в равной степени, и по характеру строения растительного покрова. Исключением является лишь большой луговой массив, расположенный на южном берегу мыса Русский заворот. Этот луговой массив, благодаря своеобразной физико-географической обстановке, резко выделяется среди других луговых массивов района и характеризуется ему лишь свойственными группировками среднего уровня, образующими большей частью сложные многочленные комплексы. Последние цастолько своеобразны, что заслуживают более подробной характеристики.

Приморские луга среднего уровня на южном берегу мыса Русский заворот представлены одним большим массивом, расположенным между берегом Нерпичьей губы и дюной, проходящей вдоль мыса. Положение массива соответствует той части мыса, на которой дюна имеет наибольшую высоту (10—12 м над уровнем моря). Это вызвано тем, что более возвышенные барханообразные участки дюны (сопки) медленнее передвигаются с северного берега мыса на южный, чем соединяющие их плоские, пониженные песчаные гривы с расплывчатыми контурами. Эти гривы в своем движении на большей части мыса уже достигли берега Нерпичьей губы и теперь засыпают ее и расположенные по ее берегам приморские луга. Последние сохранились пока только под защитой высоких сопок, но, повидимому, в самом недалеком будущем также будут засыпаны песком.

Луга среднего уровня сосредоточены как-раз в наиболее защищенных от наноса песков участках берега, где и образуют довольно крупные массивы, испещренные множеством мелких озерков (луж), размером от 10 до 25 м^2. Эти мелкие озерки-лужи имеют очень прихотливые, извилистые очертания и низменные илистые берега. Глубина их достигает, начиная от самого берега, 2 м. Все эти озерки соленые, соединены друг с другом узкими (0,5—2 м шириной) извилистыми, но глубокими протоками, но которым во время приливов морская вода движется к озерам, а при отливе в противоположном направлении. В общем подобные озерки и соединяющие их протоки занимают бо̀льшую часть площади массива (от 50 до 75%), рассекая ее на ряд узких извилистых участков суши с илистыми грунтами и приморской луговой растительностью.

Последняя, как мы уже указывали выше, представляет сложную мозаику из мелких участков, принадлежащих различным ассоциациям. По низким и плоским берегам озерков и протоков преобладают мелкие пятна: *Glyceria vilfoidea*, *Potentilla anserina*, *Dupontia Fisheri*, *Stellaria humifusa*, реже *Hippuris maritima* и *Bryum caespiticium*, или же простейшие комбинации из этих видов. Центральное же положение в этом комплексе принадлежит ассоциациям *Carex glareosa — Calamagrostis deschampsioides — Chrysanthemum arcticum*. Эта ассоциация занимает наибольшую площадь и приурочена к более повышенным местам межозерных перешейков.

Поверхность этих участков мало- и слабо-кочковатая, а почва илистая с незначительной иримесью песка в верхних горизонтах.

Травянистый покров средней плотности, обычно, двухъярусный. В первом ярусе: *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_2$ и *Carex glareosa* cop.$_2$; во втором: *Stellaria humifusa* cop.$_1$, *Sedum rhodiola* cop.$_1$, *Plantago Schrenkii* и *Chrysanthemum arcticum*. Изредка здесь же встречаются и единичные экземпляры и других растений, свойственных комплексу в целом, например: *Potentilla anserina*, *Bryum caespiticium*, *Festuca rubra*.

По периферии массива, где влияние засыпания песком сказывается значительно сильнее, комплексность постепенно исчезает, одновременно с исчезновением соленых озерков. Соответственно этому изменяется и характер растительности, которая становится более однородной, но в то же время и более слабой и редкой. Для этой части массива характерна ассоциация *Carex glareosa — Calamagrostis deschampsioides — Polytrichum*. Эта ассоциация граничит почти с голыми песками и опоясывает с севера только-что описанный выше луговой комплекс. Она развита иа влажной, песчаной почве, подстилаемой (на глубине 10—15 см) плывущими илистыми отложениями.

Травостой в этой ассоциации слабый, изреженный, обычно двухъярусный. В первом ярусе: *Calamagrostis deschampsioides* cop.$_2$, *Dupontia Fisheri* cop.$_1$, *Carex glareosa* cop.$_2$; во втором: *Stellaria humifusa* cop.$_3$ и *Chrysanthemum arcticum* sp. Моховой покров развит несколько лучше травянистого.

Сопоставление списка растений травянистого яруса, а также условий существования обеих ассоциаций в достаточной мере показывает, что вторая ассоциация есть лишь результат видоизменения первой под влиянием засыпания песком, являясь одной из стадий постепенного ее отмирания.

Луга высокого уровня почти никогда не заливаются морскими водами, а лишь обрызгиваются ими во время сильных штормов. В силу этого приморские луга высокого уровня несут менее обособленную флору, среди которой типичные приморские галофиты, например, *Calamagrostis deschampsioides*, *Carex subspathacea* и некоторые другие, уже не имеют значения господствующих видов. Правда, они еще встречаются здесь и местами даже в значительном количестве, но лишь очень редко бывают доминантами ассоциаций, типичных для лугов высокого уровня. Таким образом изменение солевого режима в сторону уменьшения концентрации морских солей (преимущественно NaCl) ведет к уменьшению галофитов или, иначе говоря, к повышению конкурентоспособности тундровых видов. Результатом этого и является то смешение флористических элементов, которое так характерно для флоры лугов высокого уровня. Последняя в основном состоит из комбинации видов, широко распространенных по тундрам района, с типичными приморскими галофитами, причем количественные соотношения между этими категориями видов очень непостоянны и колеблются в ту или иную сторону, в зависимости от конкретных условий существования.

Другой не менее характерной чертой растительности приморских лугов высокого уровня является развитие мохового покрова, который отсутствовал в большинстве ассоциаций лугов среднего уровня. Мощное развитие мохового покрова здесь также, повидимому, вызвано изменением солевого режима.

В связи с развитием мохового покрова находится еще одна также очень характерная черта приморских лугов высокого уровня, а именно наличие ясно выраженного процесса торфонакопления, который может служить верным диагностическим признаком для разграничения лугов среднего и высокого уровней.

Растительный покров приморских лугов высокого уровня столь же разнообразен, как и лугов среднего уровня. Он также представлен большим количеством ассоциаций, среди которых наибольшее распространение имеют ассоциация *Dupontia Fisheri — Senecio campester — Drepanocladus uncinatus*. Эта ассоциация встречается на более или менее ровных участках со слабо-кочковатой поверхностью и иловато-торфянистыми почвами, подстилаемыми на глубине 20—25 см илистыми морскими отложениями. Уровень оттаивания вечной мерзлоты колеблется здесь между 60—75 см.

Травостой двухъярусный, средней плотности (в среднем покрытие около 40$^0/_0$). В первом ярусе (средняя высота около 40 см): *Calamagrostis neglecta* sp.—cop.$_1$; *Dupontia Fischeri* cop.$_3$; *Luzula Wahlenbergii* sp. — cop.$_1$, *Rumex ariifolius* sp., *Ranunculus borealis* sol. sp.; во втором (средняя высота 15—16 см): *Cerastium Fischerianum* sp., *Sedum rhodiola* cop.$_1$, *Parnassia palustris* sp.—cop.$_1$, *Matricaria grandiflora* sol., *Senecio campester* sp. Кроме того, на некоторых участках (большей частью группами) встречаются: *Festuca rubra* sp., *Carex glareosa* sol., *Carex rariflora* sp., *Salix reptans* sol., *Polygonum viviparum* sp., *Rubus chamaemorus* sp., *Empetrum nigrum* sol., *Trientalis europaea* sp., *Gentiana tenella* sol. и *Chrysanthemum arcticum* sol.

Моховой покров в этой ассоциации хорошо развит (покрытие до 60$^0/_0$), достигает высоты 2-3 см и состоит из: *Aulacomnium palustre* sp., *Drepanocladus uncinatus* cop.$_3$, *Polytrichum* spec. sol. и *Sphagnum Lindbergii* sol. Встречаются здесь также и единичные экземпляры лишайников: *Nephroma arcticum* sol., *Peltigera aphthosa* sol., *Cladonia gracilis* sol.

Изучая распространение отдельных видов внутри ассоциации, можно наблюдать некоторую закономерность в отношении приуроченности отдельных категорий видов к различным условиям микрорельефа. Так, например, все виды, характерные для формации торфянистых тундр, как-то: *Rubus chamaemorus*, *Luzula Wahlenbergii*, *Empetrum nigrum*, *Sphagnum* sp., *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum* sp. и все лишайники всегда приурочены к мелким торфянистым кочкам.

Правда, на этих же кочках встречаются одновременно и другие растения, например *Senecio campester*, *Sedum rhodiola*, *Trientalis europaea*, но они не столь строго к ним приурочены. Таким образом кочки являются как бы первым форпостом, на котором укрепляется типичная тундровая флора, представители которой, кстати, за исключением *Luzula Wahlenbergii*, носят более или менее случайный характер и ни в коей мере не могут быть отнесены к числу констант этой ассоциации.

Распространена эта ассоциация довольно широко и была отмечена в дельте р. Кузнецкой, Хунавей и Синги. В долине р. Синги наряду с этой ассоциацией встречается также очень близкая ассоциация, но уже с хорошо развитым ярусом из *Salix reptans*, приуроченная к более увлажненным иловато-песчаным грунтам с ясно выраженным горизонтом торфонакопления.

Salix reptans в этой ассоциации и в ряде других (см. ниже) имеет вид приземистого кустарника в 10—15 см высотой и, повидимому, представляет собой особую расу, свойственную приморским лугам.

В настоящей ассоциации *Salix reptans* достигает оценки обилия cop.$_1$, но не образует особого яруса. Травостой здесь в общем напоминает предыдущую ассоциацию. Состан его: *Calamagrostis neglecta* cop.$_1$; *Dupontia Fisheri* sp.; *Carex glareosa* cop.$_1$; *Carex rariflora* cop.$_1$—sp., *Luzula Wahlenbergii* sp.; *Polygonum viviparum* cop.$_1$; *Rumex ariifolius* sp.; *Cerastium Fischerianum* sp. — sol.; *Ranunculus borealis* sp. — cop.$_1$; *Cardamine pratensis* sp.; *Sedum Rhodiola* sp. — cop.$_1$; *Parnassia palustris* sp.; *Senecio campester* sp. Моховой покров развит значительно слабее, чем в предыдущей ассоциации и состоит из: *Aulacomnium palustre* sp.; *Drepanocladus uncinatus* sp. — cop.$_1$ и *Polytrichum* sol.

Salix reptans характерна не только для данной ассоциации, но распространена значительно шире и может быть причислена к наиболее обычным растениям лугов высокого уровня. Она встречается почти во всех ассоциациях лугов высокого уровня, причем для большинства из них она является константным доминантом. Как константный доминант, *Salix reptans* с равным успехом произрастает как на торфянисто-илистых субстратах, так и на слабо заселенных или заторфованных песках.

На торфянисто-илистых грунтах, которые, вообще говоря, преобладают на лугах высокого уровня, наиболее часто встречается ассоциация *Salix reptans — Carex subspathacea — Drepanocladus*. Эта ассоциация распространена главным образом в долине р. Хунавей, где располагается в частях долины, наиболее сильно подтопленной солеными водами. Это подтопление вызвано тем, что участки данной ассоциации в большинстве случаев приурочены к узким перешейкам между солеными озерами и протоками. Кроме того, они, повидимому, соответствуют также местам, наиболее часто обрызгиваемым морскими водами. Поверхность таких участков обычно мелкокочковатая. Почвы торфяно-илистые с глубиной вечной мерзлоты свыше 1 м.

Травостой в этой ассоциации двухъярусный, редкий (около 10 см). В первом ярусе (высота 20—25 см): *Calamagrostis neglecta* sp., *Dupontia Fisheri* sp., *Festuca rubra* sp., во втором (высота 8—14 см): *Salix reptans* cop.$_2$ (покрытие около 30%), *Carex rariflora* cop.$_1$, *Carex subspathacea* cop.$_2$, *Stellaria humifusa* sp.$_2$ и *Parnassia palustris* cop.$_1$. Моховой покров почти сплошной (покрытие до 90%), высотою в 2-3 см и состоит из *Drepanocladus uncinatus* cop.$_3$, *Bryum* sol.

Ближе к коренному берегу, где влияние засоления сказывается меньше и где, наоборот, значительно возрастает опресняющее влияние вод, стекающих с коренных берегов, эта ассоциация теряет большую часть типичных приморских галофитов и переходит в ассоциацию *Salix reptans—Carex rariflora — Drepanocladus uncinatus*, внешне чрезвычайно близкую к предыдущей. Поверхность в этой ассоциации редко- и очень слабокочковатая. Почва торфяно-илистая. Мерзлота на глубине 80 см. Травостой почти одноярусный, редкий. В первом ярусе только: *Festuca rubra* cop.$_2$, *Salix reptans* cop.$_2$; во втором: *Carex rariflora* cop.$_2$, *Carex subspathacea* cop.$_1$, *Sedum rhodiola* sol. и *Parnassia palustris* sol.

Моховой покров состоит из *Drepanocladus uncinatus* cop.$_3$.

Процесс постепенного и медленного нарастания торфа влечет за собой образование более или менее сплошного торфяного горизонта, мощностью от 8 до 40 см. Образование достаточно мощного торфяного горизонта резко сказывается на всем облике растительного покрова и главным образом на его систематическом составе. Это изменение растительности, повидимому, обусловлено тем, что под слоем торфа засоленные илистые грунты, в значительной своей части скованные мерзлотой, не являются уже фактором, определяющим характер растительного покрова.

Нарастание торфа на лугах высокого уровня происходит неравномерно, и поэтому участки с мощным торфяным горизонтом встречаются пятнами различных размеров и конфигураций. Растительный покров подобных пятен довольно однообразен и в большинстве случаев характеризуется ассоциацией *Luzula Wahlenbergii — Drepanocladus uncinatus*. Поверхность почвы в ассоциации *Luzula Wahlenbergii — Drepanocladus uncinatus* всегда слабокочковатая. Кочки торфянистые до 20 см высоты. Почва торфяно-иловатая (0—40 см торф, далее почва торфяно-иловатая, иногда с заметной примесью песчаных частиц). Мерзлота — 44-50 см.

Травостой двухъярусный, средней плотности (покрытие 50—60%). В первом ярусе (35 - 40 см): *Festuca rubra* sp., *Poa arctica* cop.$_1$, *Carex rariflora* cop.$_2$, *Luzula Wahlenbergii* cop.$_2$, *Rumex ariifolius* sp.; во втором (20 см): *Sedum rhodiola* cop.$_1$, *Rubus chamaemorus* sp., *Empetrum nigrum* sp., *Trientalis europaea* sp.

Моховой покров хорошо развит и состоит из: *Aulacomnium palustre* cop.$_1$, *Drepanocladus uncinatus* cop.$_2$ и *Sphagnum* spec. cop.$_2$. Кроме того, на кочках: *Cladonia amaurocrea* sol., *Cl. coccifera* sp., *Cl. gracilis* sp., *Peltigera canina* sol.

Распространена данная ассоциация довольно широко и встречается по долинам рек: Кузнецкой, Хунавей и Синги.

Несомненно реже встречается в подобных же условиях ассоциация *Rubus chamaemorus — Empetrum nigrum — Drepanocladus uncinatus*. Весьма вероятно, что она возникла на месте предыдущей под воздействием выпаса оленей. Микрорельеф в этой ассоциации также мелкокочковатый. Почва торфяно-иловатая с торфянистым горизонтом 26—30 см. Мерзлота 43 см.

Травостой средней плотности, обычно двухъярусный. В первом ярусе: *Poa alpigena* 0-sp., *Carex rariflora* sp.; во втором: *Rubus chamaemorus* cop.$_{2-3}$; *Empetrum nigrum* cop.$_{1-2}$, *Vaccinium uliginosum* 0-sp., *Trientalis europaea* 0-sp.

Моховой покров сплошной и состоит из: *Drepanocladus uncinatus* cop.$_2$ и *Dicranum* cop.$_1$. Кроме того, на кочках изредка: *Cladonia* *amaurocrea* sp.; *Cl. gracilis* sp., *Cl. bellidiflora* sol., *Sphaerophorus globosus* sp. и *Ochrolechia tartarea* sp. (gr.).

Распространена эта ассоциация так же, как и предыдущая.

Кроме перечисленных уже ассоциаций среди лугов высокого уровня довольно часто встречаются кочковато-мочажинные комплексы, которые приурочены главным образом к основанию второй морской террасы. Характеризуется приморский кочковато-мочажинный комплекс широкими пологими кочками высотою до 20 см, чередующимися с такими же широкими плоскими понижениями.

Кочки представляют песчаные бугорки, покрытые слоем торфа в 8—10 см и возникшие, повидимому, вследствие вспучивания песчаного субстрата. В мочажинках мощность торфяного горизонта значительно меньше и едва достигает 2-3 см. Мерзлота также распределяется в этом комплексе неравномерно. Под кочками она залегает на глубине 15—18 см, а между кочками — на глубине 60—65 см.

Травянисто-кустарничковый покров на кочках довольно редкий и состоит из: *Salix reptans* cop.$_2$, *Festuca rubra* sp., *Carex rariflora* sp.—cop.$_1$, *Sedum rhodiola* sp. и *Parnassia palustris* sp.—cop.$_1$. Моховой покров развит значительно лучше и представлен: *Dicranum* sp., *Polytrichum* cop.$_1$ — sp. Здесь же довольно многочисленны: *Cladonia gracilis* sp., *Cl. coccifera* sp., *Cetraria hiascens* sp. и *Ochrolechia tartarea* cop.$_1$.

В мочажинах травостой еще более редкий и состоит из осоки: *Carex aquatilis* sp., *C. rariflora* cop.$_2$ и *C. rotundata* sp.

Моховой покров сплошной из *Drepanocladus exannulatus* cop.$_8$.

Значительному большинству растительных ассоциаций приморских лугов свойственно распространение только на одном каком-либо уровне, с характерными для него условиями заливания солеными водами. Эти условия для ассоциаций данной категории являются ведущим фактором, определяющим их распространение. Но наряду с ассоциациями этой категории на приморских лугах встречаются также и такие ассоциации, в распространении которых ведущая роль принадлежит иным фокторам.

К числу последних ассоциаций относятся, прежде всего, приморские низинные болота, в размещении которых ведущим фактором является избыточность и застойность увлажнения. Само собой разумеется, что степень и характер заливания солеными водами здесь также оказывают очень существенное влияние на облик и распространение ассоциаций приморских низинных болот, но все же в значительно меньшей мере, чем избыточность и застойность увлажнения.

Приморские болота обычно представляют небольшие, заполненные водой блюдцеобразные понижения с илистым вязким дном. Эти понижения встречаются на всех уровнях и на степень солонцеватости воды в них оказывает большое влияние не близость моря, не частота и длительность заливания морскими водами, а главным образом воды, стекающие со второй морской террасы и вызывающие сильное опреснение этих мелких водоемов.

Зарастание этих блюдцеобразных водоемов начинается с появлением чистых зарослей *Hippuris maritima*, которые образуют местами сплошной покров до 20—30 см высотой, при покрытии в 60%. Значительно чаще заросли *Hippuris maritima* бывают менее пышно развиты, и тогда среди покрова из *Hippuris maritima* просвечивает вода.

Распространены заросли *Hippuris maritima* по всем приморским лугам, сменяясь на пресных водоемах зарослями *Hippuris vulgaris.*

Дальнейшей стадией в зарастании блюдцеобразных понижений является группировка типа *Hippuris maritima — Drepanocladus exannulatus.* Внедрение *Drepanocladus* под полог *Hippuris maritima* начинается от берегов понижения и при этом в наиболее густых частях зарослей *Hippuris maritima.* Обычно ярус *Hippuris* в данной ассоциации достигает большой плотности (около 65%), при оценке обилия cop.$_3$. Моховой ярус в наиболее типичных случаях прекрасно развит и состоит из *Drepanocladus exannulatus* (cop.$_3$), который, образует пловучий ковер. Очень часто в прибрежной части данной ассоциации встречаются единичные экземпляры *Carex norvegica* и *Ranunculus hyperboreus.*

Распространена эта ассоциация на всех уровнях кроме низкого и была констатирована в долинах рр. Кузнецкой, Хунавей и Синги.

С развитием мощного моховосо покрова начинается, повидимому, выпадение *Hippuris maritima* и замещение ее *Carex norvegica.* Этот процесс начинается от берегов и в конечном результате дает широко распространенную ассоциацию приморских низинных болот — *Carex norvegica — Drepanocladus exannulatus.* Параллельно со сменой ассоциаций идет и омеление водоема, глубина которого в ассоциации *Carex norvegica—Drepanocladus* едва достигает 10—15 см, причем омеление водоема идет главным образом за счет накопления торфа из отмерших частей *Drepanocladus.* Травостой в этой ассоциации достигает 40% покрытия и состоит из *Carex norvegica* cop.$_3$, среди которого, местами и при этом всегда группами, встречается *Hippuris maritima* sp., *Dupontia Fisheri* sp. и *Stellaria humifusa* sp. Последняя в большинстве случаев — вдоль берегов. Здесь же по берегам болота изредка встречаются единичные экземпляры *Calamagrostis deschampsioides* и *Carex rariflora.*

Распространена эта ассоциация подобно предыдущей, причем наибольшего распространения достигает в долине р. Кузнецкой, а также по берегам Кузнецкой губы.

В более крупных водоемах можно видеть одновременно три, приведенные выше, ассоциации, составляющие один экологический ряд. На местах более глубоких развита ассоциация *Hippuris maritima,* сменяющаяся ассоциацией *Hippuris maritima — Drepanocladus exannulatus,* которые в свою очередь переходят у берегов в ассоциацию *Carex norvegica — Drepanocladus exannulatus,*

У основания второй морской террасы (не засоленной), где приморские болота сильно опреснены водами, стекающими со второй террасы, и частично заносятся песком, распространен ряд ассоциаций, параллельный ряду, характерному для более засоленных болот.

Так, например, в долине р. Синги мы имеем у основания второй террасы такой ряд болотных и водных группировок. В центре водоема — несколько разреженные заросли *Hippuris maritima,* переходящие у берега в ассоциацию *Carex norvegica — Dupontia Fisheri.* Эта ассоциация представлена полосой в 30 м ширины и развита на сильно обводненной, плывущей торфяно-супесчаной почве с мерзлотой на глубине 68 см. Травостой средней плотности и состоит из *Dupontia Fisheri* cop.$_2$. *Carex norvegica* cop.$_1$, *Koenigia islandica* sp. и *Hippuris maritima* sp.

Моховой покров развит слабо и состоит из *Drepanocladus exannulatus* sp.

Еще далее от центра водоема мы имеем ассоциацию *Carex norvegica — Stellaria humifusa*, которая опоясывает первую полосой в 30 м ширины. Ассоциация *Carex norvegica — Stellaria humifusa* развита на илистой, сильно обводненной почве с залеганием мерзлоты на глубине 59 см.

Травостой в этой ассоциации достигает 10 см высоты при покрытии в 80% и состоит из *Calamagrostis deschampsioides* sp., *Dupontia Fisheri* sp. (gr.), *Carex norvegica* cop.$_{2-3}$, *Koenigia islandica* sp., *Montia rivularis* sp., *Stellaria humifusa* cop.$_1$, *Ranunculus hyperboreus* sp.—cop.$_1$.

Моховой покров развит значительно лучше и представлен *Drepanocladus exannulatus* cop.$_3$.

Среди приморских лугов довольно часты мелкие песчаные островки и гривки, которые едва заметно возвышаются над общим уровнем илистой приморской террасы. Эти участки песчаного субстрата также изредка заливаются морскими водами и следовательно в большей или меньшей степени засолены. Казалось бы, что при более или менее сходном солевом режиме больших различий в характере растительного покрова илистых и песчаных субстратов не должно быть. Но на самом деле различия очень существенны и заключаются главным образом в том, что растительный покров засоленных песков, наряду с формами галофитными, содержит значительное количество типичных псаммофитов, которые сближают растительность засоленных песков с растительностью дюн. Таким образом растительность засоленных песков является как бы промежуточным звеном между приморско-луговой и дюнной растительностью, вследствие чего и рассматривается нами отдельно от типичных приморских лугов.

Для засоленных песков особенно характерны ассоциации с участками *Armeria arctica*, которая является несомненным псаммофитом и растет с одинаковым успехом как на приморских дюнных песках, так и на вторично-развеваемых песках центральных частей района, удаленных от берега моря на значительное расстояние.

В наших условиях встречаются две ассоциации с участием *Armeria arctica*, из которых ассоциация *Armeria arctica — Sagina Linnaei* в отношении заливания морской водой соответствует лугам среднего уровня, а ассоциация *Armeria arctica — Salix reptans* — лугам высокого уровня.

Первая из них встречается довольно крупными участками (0,3—0,4 га), по северо-западному берегу соленого озера Песчанки, приурочена к плоской песчаной террасе, возвышающейся над уровнем моря всего лишь на 60—70 см. Для нее характерно отсутствие сомкнутого растительного покрова, а также наличие следов развевания. Травянистый покров здесь достигает 20 см высоты, при среднем покрытии почвы в 25%, и состоит из: *Calamagrostis deschampsioides* sol., *Rumex ariifolius* sol., *Sagina Linnaei* cop.$_2$; *Armeria arctica* cop.$_2$, и *Plantago Schrenkii* cop.$_1$. Кроме того, здесь изредка встречаются приземистые кустики *Salix reptans* sol.

Напочвенный моховой покров развит слабо (общее покрытие до 40%) и состоит главным образом из печоночных мхов; между пятен этих мхов довольно обычны *Polytrichum* sp. cop.$_1$ и *Dicranum* sp.—sol. Изредка также встречаются единичные экземпляры или мелкие пятна лишайников: *Cladonia coccifera* sol., *Stereocaulon paschale* sol. и *Ochrolechia tartarea* sol.

Вторая ассоциация встречается значительно чаще и была отмечена по берегам Коюцкой губы, а также соленых озер системы р. Песчанки, причем распространена на более сухих возвышенных песчаных гривах. Она имеет более сомкнутый растительный покров, с ясно выраженным кустарниковым ярусом (среднее покрытие почвы до 15%) из *Salix reptans* сор.$_1$ и *Empetrum nigrum* sp. Травянистый ярус очень редкий (среднее покрытие 20%) и состоит из: *Calamagrostis deschampsioides* sol., *Festuca arenaria* sol., *Honkenia peploides* sol., *Armeria arctica* сор.$_1$ и *Plantago Schrenkii* sp. Напочвенный покров развит значительно лучше, чем в предыдущей ассоциации, и представлен главным образом печеночными мхами, которые образуют крупные пятна, покрывающие в среднем 65% площади. Между пятен печеночного мха встречаются единичные экземпляры *Polytrichum* spec., *Cetraria hiascens*, *Cetraria islandica*, *Cladonia coccifera*, *Ochrolechia tartarea* и *Stereocaulon paschale*.

На этом мы позволим себе закончить описание растительности приморских лугов и перейти к аналитическому рассмотрению ее; оно только и позволит нам установить положение растительности приморских лугов среди других типов растительности района, наметить основные вехи их исторического развития, и подойти к вопросу о классификации слагающих их растительных ассоциаций.

Составом своей флоры, характером растительных группировок и даже всем своим обликом приморские луга резко выделяются на фоне окружающей их тундровой растительности. Сравнивая флору приморских лугов, насчитывающую всего лишь 29 видов цветковых растений, с флорой тундровых формаций, мы видим, что флора приморских лугов достаточно сомобытна. Эта самобытность заключается главным образом в относительно большом количестве видов (8 видов или 27,6%), свойственных исключительно приморским лугам и отсутствующих на смежных тундровых пространствах. К этой группе видов принадлежат: *Calamagrostis deschampsioides*, *Glyceria vilfoidea*, *Carex glareosa*, *Carex subspathacea*, *Stellaria humifusa*, *Potentilla anserina*, *Chrysanthemum arcticum* и *Plantago Schrenkii*. Из числа видов, общих с окрестными тундрами, необходимо выделить группу таких видов (*Dupontia Fisheri*, *Festuca rubra*, *Salix reptans*, *Sedum rhodiola*, *Parnassia palustris*, *Gentiana tenella*, *Senecio campester*), которые встречаются в тундре редко и играют сравнительно незначительную роль в сложении растительного покрова, в то время, как на приморских лугах это довольно обычные растения, очень часто доминирующие в растительном покрове многих ассоциаций. Что же касается видов, характерных для большинства типичных и широко распространенных тундровых формаций, както: формации дикраново-сфагновых торфяников, формации мохово-кустарничковой, лишайниково-кустарничковой и др., то они представлены во флоре приморских лугов очень слабо (*Carex rariflora*, *Luzula Wahlenbergii*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* и некоторые другие), причем значение их в сложении травостоя приморских лугов большей частью ничтожно.

Растительные группировки, слагающие растительный покров приморских лугов, также очень своеобразны и не имеют себе подобных среди тундровых формаций района. В основном они представляют различные комбинации многолетних травянистых галофитов, к которым лишь местами присоединяются мхи и кустарнички (*Salix reptans*). Тундровые же формации носят совершенно иной характер и в них на первом месте стоят такие основные формы, как, например, мхи, лишайники, кустарнички и лишь очень редко травянистые многолетники. Далее среди растительных группировок приморских лугов преобладают примитивные группировки, сложенные большею частью одним видом (заросли *Glyceria vilfoidea*, *Carex subspathacea*, *Dupontia Fisheri*) или представляющие сочетание нескольких экологически сходных видов (например ассоциации *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides*, *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides — Stellaria humifusa* и ряд других), в то время как тундровые ассоциации носят характер высокодиференцированных растительных группировок, состоящих из разноэкологичных синузий, образованных различными основными формами.

Существование столь резких отличий, в составе флоры и характере растительных группировок, между растительностью приморских лугов, с одной стороны, и тундровой растительностью, с другой, говорит за то, что развитие приморских лугов все время шло независимо от развития тундровой растительности и что контакт, существующий между ними в настоящее время, возник лишь в самом недалеком прошлом.

Итак растительность приморских лугов, в отличие от тундровых формаций, имеет ей только присущие черты строения, свою характерную флору и, как увидим в дальнейшем, свои пути развития. Следовательно приморские луга должны рассматриваться как особая формация в генетической системе растительного покрова, очень далеко отстоящая от типичных тундровых формаций.

Приморские луга, как определенная растительная формация многолетних галофитных мезофитов, распространены по всем морским побережьям палеарктики, образуя, в соответствующих эдафических условиях, довольно значительные массивы. Естественно, что на столь обширном ареале, охватывающем различные широтные географические зоны, формация приморских лугов не остается однородной. В зависимости от общих климатических условий, истории заселения и других причин мы будем иметь различные географические варианты этой формации. Одним из таких вариантов являются в частности и приморские луга Малоземельского побережья, которые мы условно называем восточноевропейским субарктическим вариантом. Насколько можно судить по скудным литературным данным, а также по сведениям, любезно сообщенным мне Ф. В. Самбуком, А. А. Корчагиным, В. Н. Андреевым и Б. Н. Городковым, луга, относящиеся к этому варианту, отсутствуют на побережьях Карского моря, отсутствуют к западу от устья р. Индиги, неизвестны также и на островах Новая Земля и Вайгач. Таким образом перед нами определенный тип лугов с очень ограниченным ареалом, обнимающим собой Малоземельское и Большеземельское побережье Баренцова (Печорского) моря.

Описанные нами приморские луга по сравнению с таковыми же, но расположенными далее к западу, являются исторически более молодыми. Это явствует из всей истории местности, а также из того, что они приурочены к последней морской террасе, несомненно недавнего происхождения. Помимо геоморфологических соображений в пользу молодости малоземельских приморских лугов говорит также отсутствие ряда видов из свиты формации приморских лугов, например: *Salicornia herbacea*, *Triglochin maritima*, *Sonchus maritima* и др., для которых климатические условия Малоземельского побережья не должны были бы представлять существенной преграды. Отсутствие этих видов поэтому можно объяснить только тем, что они в процессе своего расселения с запада еще не успели захватить недавно вышедшую из-под моря территорию.

Теперь, исходя из геоморфологических предпосылок, а также из современного характера флоры и растительности приморских лугов, можно представить себе и весь процесс исторического развития этой формации в пределах Малоземельского побережья.

Несомненно, что флористическое ядро формации приморских лугов циркумполярного происхождения и сформировалось еще в третичное время. В пользу этого говорят ареалы большинства характерных видов этой формации. В ледниковое время эта флора, повидимому, была отнесена ледником на побережье более южных морей, где отчасти и сохранилась до наших дней (например *Carex norvegica, Plantago maritima* и т. п.). После отступания ледника флора приморских лугов стала передвигаться вдоль морских побережий к северу. Естественно, что различные виды передвигались с различной скоростью, поэтому чем далее к северу, тем беднее флоры приморских лугов. Одновременно с возвращением приморской флоры в северные широты шел процесс эволюции отдельных видов, шла диференцировка древних форм на ряд молодых географических видов. Таким образом возникли, повидимому, расы северного *Plantago maritima* (*Pl. Schrenkii, Pl. subpolaris*).

В нашем районе формирование приморских лугов стало возможным лишь с момента обнажения илистой современиой террасы моря, которое относится, повидимому, к самому недалекому прошлому. Первыми поселенцами на этой илистой террасе были типичные приморские многолетники: *Glyceria vilfoidea, Carex subspathacea, Calamagrostis deschampsioides* и некоторые другие виды, верные формации приморских лугов. Эти виды образовали первоначально чистые заросли, которые, смыкаясь друг с другом и переходя одна в другую, дали начало более сложным растительным группировками типа *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides* или *Carex subspathacea — Potentilla anserina.*

Дальнейшее развитие растительных группировок приморских лугов, на чем более подробно мы останавливались выше, заключается в проникновении флористических элементов различных материковых формаций. Показательно в этом процессе то, что первыми проникают сюда виды, вообще говоря, мало характерные для типичных тундровых формаций, например *Rumex ariifolius, Polygonum viviparum, Sedum rhodiola, Festuca rubra* и некоторые другие растения, принадлежащие главным образом формациям, не имеющим широкого распространения в тундровой зоне. В то же время с появлением типичных тундровых растений и первых фрагментов растительности тундрового типа (ассоциация *Luzula Wahlenbergii — Sphagnum*) флора приморских лугов полностью выпадает. Таким образом всем этим процессом еще раз подчеркивается, что в своем историческом развитии формация приморских лугов независима от тундровой растительности.

В заключение мы позволим себе высказать некоторые соображения по поводу классификации приморских лугов, не вдаваясь, однако, в подробности этого вопроса. В основу каждой естественной классификации природных объектов и в том числе систематических единиц растительного покрова (растительных ассоциаций) должны быть положены признаки их строения, истории и пространственного размещения. Исходя из этого принципа, мы приходим к убеждению, что все приморские луга севера палеарктики следует объединить в одну формацию, в пределах которой иеобходимо различать несколько географически обусловленных вариантов, одним из которых, в частности, являются описанные здесь луга. Далее все разнообразие растительных ассоциаций, в пределах нашего варианта, мы разделяем на: а) примитивные группировки зарослевого типа *Glyceria vilfoidea*, *Carex subspathacea*; b) полидоминантные ассоциации, составленные двумя или немногими одноэкологичными видами, тесно связанными историей своего расселения друг с другом, например ассоциации *Carex subspathacea — Calamagrostis deschampsioides*, *Carex subspathacea*, *Potentilla Egidii* и др.; c) сложные ассоциации, состоящие из многих, разноэкологичных видов, связанных в своем развитии с различными формациями, например ассоциации, переходные от приморских лугов к растительности дюн или торфяных тундр; d) включенные растительные группировки, как например, заросли *Hippuris maritima*, *Carex norvegica*, которые в своем историческом развитии более связаны с условиями местообитания, чем с определенными растительными формациями, и в сущности составляют особую формацию в формации.

Конкретным выражением этой классификационной схемы является первая часть настоящей статьи, где по принципам ее расположены все описанные автором ассоциации приморских лугов Малоземельского побережья Баренцова моря.

Ленинград
Май 1933 г.

A. I. LESKOV

Geobotanische Skizze der Strandwiesen an der Malosemelskaja Küste des Barenz-Meeres.

Zusammenfassung

In vorliegendem Aufsatz gibt Verfasser die Beschreibung der eigenartigen auf der ersten Strandterrasse der Malosemelskaja Küste des Barenz-Meeres zwischen der Petschora-Bai und Kolokolkow-Bucht verbreiteten Wiesen. Nach dem Charakter der Vegetationsdecke, welche im wesentlichen durch die Häufigkeit und Intensität der Überflutung durch das Meereswasser bedingt wird, werden alle Strandwiesen in drei Niveaus eingeteilt. Zu den Wiesen von tiefem Niveau werden alle den Typus eines Bestandes tragende Gruppierungen von allereinfachster Struktur gerechnet, zum Beispiel, Association *Glyceria vilfoidea*, *Carex subspathacea*; zu den Wiesen von mittlerem Niveau—einfache Gruppierungen mit mehreren Dominanten, darunter *Carex subspathacea*, *Dupontia Fisheri*, *Calamagrostis deschampsioides* vorwiegen, und endlich zu den Wiesen von hohem Niveau — komplizierte Gruppierungen, in welchen Tundrapflanzen, zum Beispiel, *Luzula Wahlenbergii*, *Rubus chamaemorus* teilnehmen und solche mit ansehnlicher Teilnahme von Moosen, wo ein Torfansammlungsprozess stattfindet.

Ein Vergleich dieser Wiesen mit den Tundraformationen dieses Rayons erweist ihre floristische und phytocoenologische Ursprünglichkeit, was zu Gunsten einer von der Geschichte der Tundravegetation unabhängigen historischen Entwicklung der Strandwiesen spricht. Ein Zusammenhang zwischen diesen wesentlich verschiedenen Formationen ist erst verhältnismässig unlängst eingetreten und ist vorläufig noch sehr schwach ausgebildet. Die Eigenart der historischen Entwicklung der phytocoenologischen Struktur und der floristischen Zusammensetzung zwingt uns dazu, unsere Strandwiesen als eine nord-östliche an den Küsten der Paleoarktis weit verbreiteten Strandwiesen aufzufassen.

Leningrad
1933. Mai

ТОМ 21 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1936 № 1
TOME 21 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1936 № 1

Г. И. ЖУРАВСКИЙ

Метод количественного определения поглощаемого при дыхании кислорода

С 6 рис.

(Получено 20.X 1935)

Основные принципы количественного определения газообмена растения, характеризующего изменение энергии дыхания и величину дыхательного коэфициента, сводятся в основном либо к просасыванию воздушного тока через приемник с растением, причем производится анализ воздуха как до поступления его в приемник, так и по выходе,—либо растение помещается в замкнутый резервуар, из которого периодически берутся пробы воздуха для газового анализа.

В настоящее время мы имеем ряд широко известных методов учета газообмена. Так, периодический учет продуцируемой углекислоты хорошо обеспечивается при просасывании классической установкой Петтенкофера. Для учета поглощаемого кислорода имеем основанные на уменьшении в присутствии щелочи, поглощающей CO_2, объема воздуха эвдиометрический метод, прибор Годлевского,[1] манометрический прибор проф. А. И. Смирнова (3) и др.

Для одновременного определения поглощаемого O_2 и выделяемой углекислоты, которое дает более полное представление о характере дыхания, обычно объект заключается в замкнутый приемник (прибор Бонནье и Манжена), и время от времени часть воздуха извлекается и анализируется.

Работая над изучением процесса кислотообразования плесневым грибом *Aspergillus niger*, в частности в мало исследованной области воздушного режима, мы столкнулись с трудностями применения обычных способов учета газообмена и аэрации мицелиальной пленки гриба. Влияние различной скорости тока воздуха при его протягивании, сопровождающееся температурными колебаниями, с одной стороны, и полное исчерпание запаса кислорода при одновременном накоплении значительных количеств CO_2 в закрытом приемнике — с другой, глубоко сказывались на биохимических процессах, совершающихся в организме гриба, тем самым снижая четкость эксперимента.

Для устранения этих привходящих факторов нами был разработан оригинальный способ полного аэрирования с одновременным учетом как поглощаемого организмом гриба кислорода, так и выделяемой им углекислоты, способ, позволяющий выровнять все условия культивирования, в том числе и со стороны воздушной среды.

---

[1] W. Palladin u. S. Kostytschew. Methoden zur Bestimmung der Atmung der Pflanzen (2).

Принцип примененной нами аэрации и определения газообмена заключался в следующем: культура *Aspergillus niger* в открытом сосуде *a* (кювета, см. рис. 1) помещалась в приемник *B* (эксикатор), сообщающийся при помощи толстостенной каучуковой трубки *d* с градуированным резервуаром *A* (газометр), наполненным чистым кислородом.

Вся выделяемая организмом углекислота поглощается титрованным раствором щелочи, налитым на дно приемника. По мере поглощения кислорода из воздуха в результате дыхания, соответственно равные количества его, благодаря создающемуся разрежению, поступают из газометра в приемник через соединительную трубку *d*. Таким образом нормальный состав воздуха автоматически восстанавливается. Измеряя объем оставшегося кислорода в резервуаре *A* и титруя щелочь, связавшую CO_2, мы получаем количественные данные по газообмену организма. Чтобы избежать образования значительного разрежения в приборе и для точного определения поглощенного кислорода, резервуар *A* соединен через каучуковую трубку с уравнительной склянкой *C*, наполненной водой. Последняя, по мере убыли кислорода, перетекает в резервуар *A*. Для более наглядного контроля за потреблением кислорода во времени и чтобы избежать свободного диффундирования его в приемник, на пути между последним и резервуаром *A* поставлен водяной счетчик (*D*) пузырьков поглощаемого кислорода, который служит также в качестве водяного затвора.

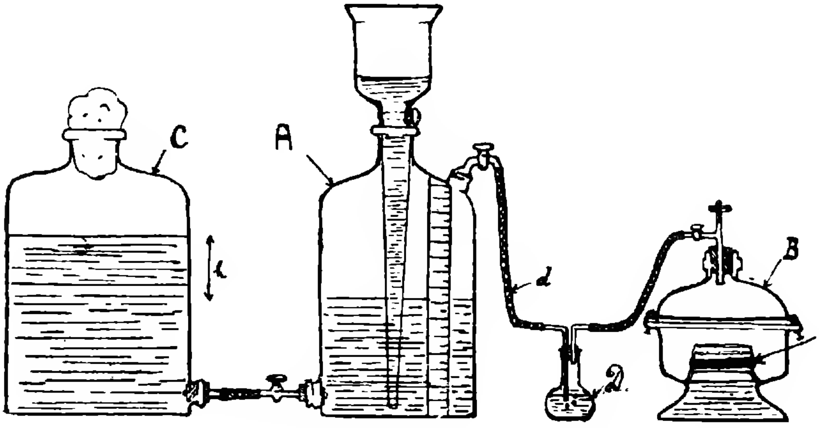


Рис. 1. Первоначальный вид прибора.

Таким образом, заключая организм в замкнутую систему, мы создаем ему полную и неограниченную аэрацию, предоставляя самому организму отметить свою потребность в газообмене.

Эта установка положена в основу нашего метода количественного учета поглощаемого растением кислорода и, как видно, близка к общеизвестному и широко распространенному в физиологических лабораториях методу Годлевского.

Однако основным преимуществом „аэрации кислородом“ является возможность длительного изучения дыхательных процессов, без возникновения анаэробных условий и значительного разрежения воздуха. Нормальный состав воздуха остается без изменения.

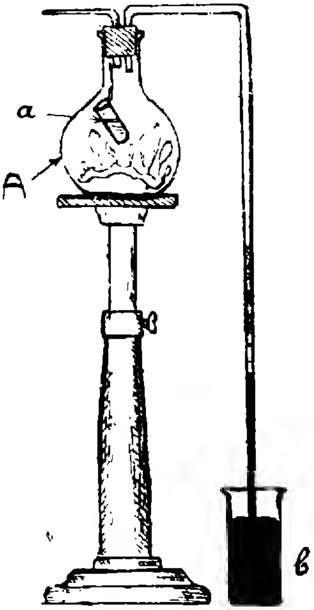


Рис. 2. Аппарат Годлевского. *A* — приемник для растения, *a* — пробирка со щелочью для поглощения CO_2; *b* — стакан с ртутью.

Аппарат Годлевского, страдая техническими несовершенствами в части количественного учета обменивающихся газов, имеет принципиально существенный недостаток — обеднение воздушной среды кислородом, ведущее к возможному искажению физиологии обмена веществ и вынужденному ограничению исследования во времени (рис. 2).

В дальнейшем, в процессе работы с нашим прибором, по мере выявления тех или иных недостатков, нами были введены нижеследующие конструктивные усовершенствования аппаратуры, изображенной на рис. 1.

Одним из недостатков ее являлась возможность наличия небольшого давления или разрежения (к концу опыта) на высоту (*h*) водяного столба в 10—15 см (что в среднем соответствует 1 см ртутного столба), равную разнице в высоте уровней сообщающихся сосудов *A* и *C*.

Чтобы избежать, быть может, и незначительного влияния изменения давления, нами сконструировано следующее приспособление (рис. 3). Уравнительный сосуд заменен широкой воронкой *C* (или перевернутой бутылью без дна), снизу заткнутой каучуковой пробкой, через которую пропущены две стеклянные трубки. Короткая трубка *d* соединена с изогнутой под прямым углом, находящейся в резерву-

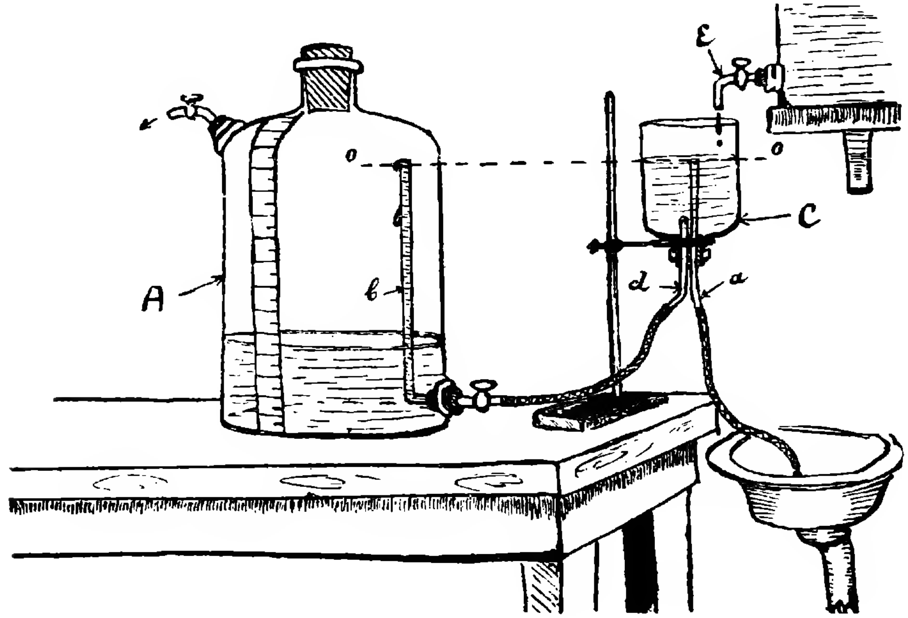


Рис. 3.

аре *A*, открытой стеклянной трубкой *b*, которая подымается почти до горла резервуара. Длинная трубка *a* в воронке имеет верхний конец на уровне верхнего отреза трубки *b*, нижний ее конец спущен в раковину. В уравнительную воронку вода слабой струей наливается из крана *E* до уровня 0—0, вся лишняя вода стекает по трубке *a* в раковину. Часть воды переходит в трубку *b* и наполняет ее до самого отреза. Так соединен кислородный резервуар с уравнительной воронкой, причем малейшее поглощение кислорода вызывает выливание из трубки *b* в резервуар *A* соответственно равного объема воды, без изменения давления.

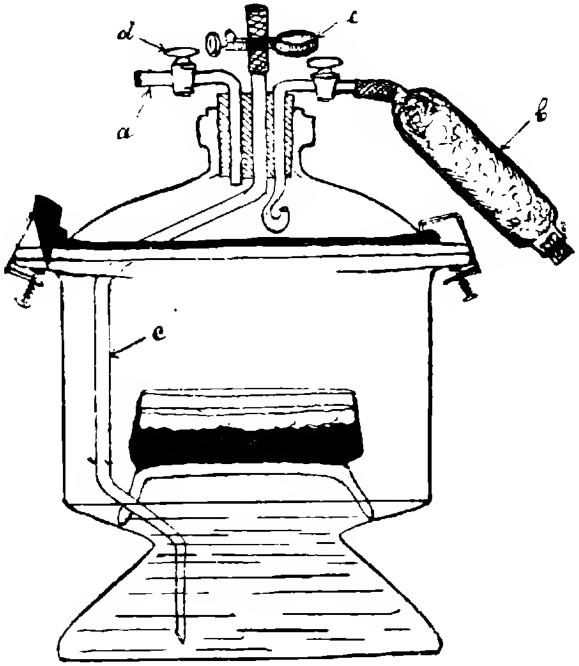


Рис. 4.

a — трубка с краном, сообщающая приемник с кислородом.
b — трубка с натронной известью (с краном) для очищения воздуха от CO_2 при взятии пробы.
e — зажим на каучуковой трубке, насаженной на трубку *c*.

Для осуществления периодического учета продуцируемой углекислоты в пробке приемника пропущена (рис. 4) изогнутая трубка *c*, почти достигающая дна (погружена в титрованный раствор KOH), на верхний конец ее насажена каучуковая трубка с зажимом *e*.

Разъединяя приемник с источником кислорода — краном *d* — и открывая кран на трубке с натронной известью (*b*), можно брать пипеткой, через трубку *c*, определенное количество щелочи на анализ CO_2 без боязни создать в приемнике разрежение.

Величина существенных частей прибора может быть, в зависимости от характера объекта, значительно уменьшена. На стр. 122 (рис. 6) дана фотография прибора для небольших объектов.

Приступая к работе с прибором, следует избегать прикосновения рукой к резервуару с кислородом, чтобы не допустить увеличения объема от разогрева, и весь опыт необходимо вести в условиях помещения с постоянной температурой.

Для этого лучше всего подходит термостатная комната.

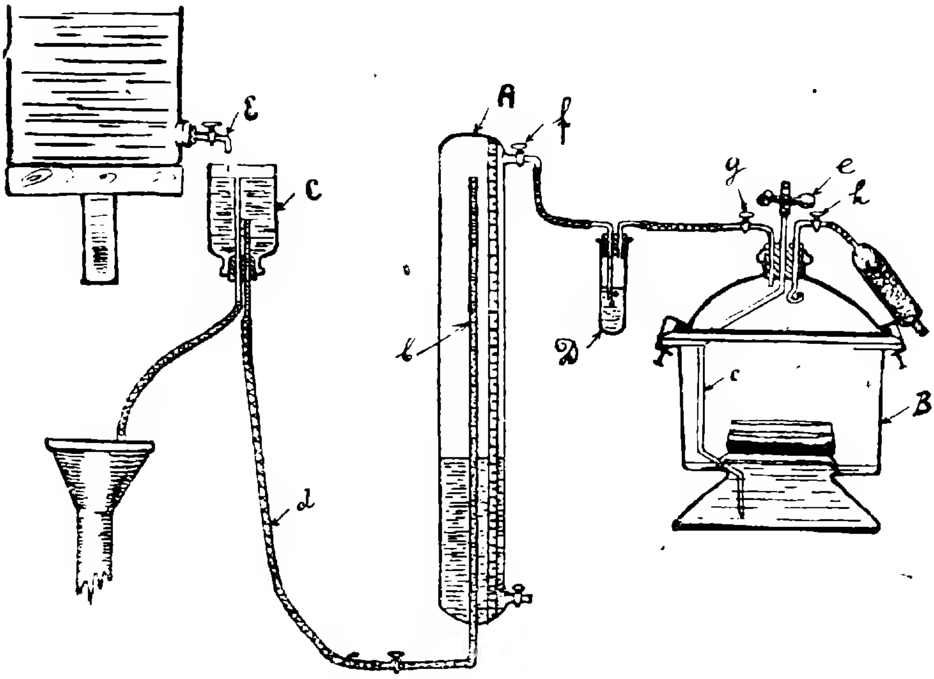


Рис. 5. Прибор в работе.

К сожалению, у нас не было приемника иной конструкции, обеспечивающей заливку шлифа ртутью, но следует заметить, что и эксикатор, зажатый зажимами, при испытании хорошо держит вакуум.

Порядок работы с прибором (по рис. 5)

1. Наполнив резервуар *A* чистым кислородом, соединив его трубкой *d* с уравнительной воронкой *C*, пустить воду из крана *E* и заполнить водой всю трубку *b* при открытом кране *f*. Закрыть кран *f*.

2. Поместить испытуемый объект в приемник *B* на соответствующую подставку и соединить всю систему, оставив кран *g* закрытым.

3. Налить пипеткой в приемник определенный объем титрованной щелочи, через трубку *c*, при открытом кране *h*.

4. Закрыть краны *e* и *h* и открыть краны *f* и *g*. Если объект способен ассимилировать, то приемник *B* следует закрыть черным чехлом.

По мере необходимости, поглощенный кислород учитывается прямым отсчетом объема газа в градуированном резервуаре *A* по уровню воды. Для анализа CO_2, перед взятием пробы, необходимо произвести в течение $^1/_2$—1 минуты осторожное покачивание приемника, которым достигается полное перемешивание щелочи (можно ввести через пробку на ртутном затворе стеклянную мешалку). Закрыв кран *g* и открыв кран *h* (для сообщения с внешним воздухом), следует взять пипеткой через трубку *C* 5—10 см^3 щелочи. Анализ CO_2 в щелочи можно произвести, титруя ее HCl по Вардеру, при фенолфталеине и метилоранже,[1] или, еще лучше, по Винклеру, прибавляя избыток $BaCl_2$.

Если опыт требует большой точности и наблюдается значительное колебание температуры вокруг прибора (во всяком случае не следует допускать более ± 10°), то необходимо все отсчитываемые объемы кислорода, включая и постоянный объем *D* и *B*, приводить к 0° и давлению в 760 мм ртутного столба, пользуясь формулой, построенной на основании закона Бойля-Мариотта и коэфициента расширения газов.

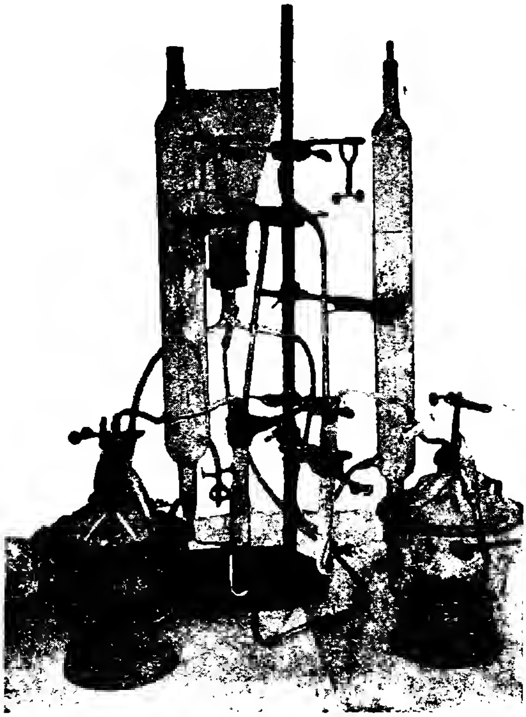


Рис. 6. Схема прибора.

Работая с вышеуказанным прибором, мы получали вполне удовлетворительные результаты. В качестве примера в таблице приведена динамика поглощения кислорода пленкой *Aspergillus niger* площадью в 1 дм², при 32° С в течение 5 суток с момента посева спор.

ТАБЛИЦА 1

Поглощение O_2 в см³ по суткам					Всего поглощено O_2 в см³
1-е сутки	2-е сутки	3-е сутки	4-е сутки	5-е сутки	
50	1350	2300	1050	1100	5850
50	1390	2250	980	1010	5680

---

[1] Ф. Тредвел. Курс аналитической химии (4).

Как видим, динамика характеризуется бурным подъемом энергии дыхания в связи с ростом организма, достигая максимума на третьи сутки. В дальнейшем наблюдается ослабление дыхания. Как показывает конечный результат, колебания в парных опытах не превышают 3%, что является, повидимому, следствием индивидуальных особенностей пленок. Анализируя воздух в приемнике, мы никогда не находили более 0,05—0,1% CO_2. Отсюда можно сделать вывод, что выделяемая организмом углекислота быстро поглощается щелочью в приборе.

Точность прибора проверялась отсеканием из приемника В точно отмеренных объемов воздуха при помощи бюретки, наполненной ртутью. Так, проверка на приемнике емкостью в 750 см³ показала:

Объем отсеченного из приемника воздуха в см³	Уменьшение O_2 по отсчету в резервуаре *А* в см³	% ошибки	% ошибки в средием
50	49,5	1,0	0,47
50	49,8	0,4	
50	50,0	0,0	
5	4,90	2,0	1,00
5	5,00	0,0	
5	4,95	1,0	

Чувствительность прибора. Откачка 5 см³ воздуха производилась последовательно по 1 см³.

Объем отсеченного воздуха в см³	Уменьшение O_2 по отсчету в резервуаре *А* в см³
1	0,5
2	1,2
3	2,8
4	3,9
5	4,95

Как видно, на первых двух кубических сантиметрах наблюдается некоторая депрессия, которая при извлечении 3-го и 4-го кубических сантиметров исчезает.

Вышеизложенные данные говорят о достаточной точности и чувствительности аппаратуры. Настоящий метод дает возможность длительно изучать дыхание растения в условиях различной влажности воздуха (комбинируя крепость налитой на дно приемника щелочи), различной степени анаэробности (вводя в приемник воздух с заведомо уменьшенным содержанием кислорода) и других факторов, имеющих чрезвычайно важное значение для физиолога.

Нам кажется, что несмотря на некоторые недостатки (чувствительность к температурным колебаниям), вышеизложенный метод во многих случаях поможет экспериментатору при изучении дыхания растений. Не исключена возможность изучения этим методом и дыхания животных организмов. Как демонстрационный аппарат на лекциях и практических занятиях по физиологии растений описанный прибор может явиться весьма убедительным пособием (счет пузырьков) для студентов, которые благодаря ему будут иметь возможность наглядно удостовериться в явлении столь важного процесса, каким является дыхание.

Считаю своим долгом принести благодарность заведующему Научно-исследовательским сектором Завода — О. П. Протодьяконову и старшему научному сотруднику М. А. Дрбоглав за весьма ценные советы и содействие.

Научно-исследовательский сектор
Ленинградского завода лимонной кислоты
Ленинград 1934

Литература

1. W. Löb. Zur Wertbestimmung der Katalasen und Oxydasen im Blut. Biochem Ztschr., Bd. 13. 339, 1908. — 2. W. Palladin u. Kostytschew. Methoden zur Bestimmung der Atmung der Pflanzen. Abderhaldens Handbuch der biochem. Arbeitsmethoden, S. 488, 1910. — 3. Проф. А. И. Смирнов. Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья, стр. 229, 1933. — 4. Ф. Тредвелл. Курс аналитической химии. Т. 2, кн. 2, стр. 47, 1931.

G. I. ZHURAVSKY

A method for the quantitative determination of the oxygen absorbed in respiration

Summary

The author of the present paper advances a method for recording the gas exchange in a living organism. This method has been freed from the usual drawbacks of the existing methods and moreover allows to carry out investigations of long duration.

The principle of the method is as follows: the object under investigation is placed in a closed vessel connected with a graduated container filled with oxygen. The bottom of the vessel holding the object is covered with an alkali solution of a certain concentration (this at the same time allows to maintain the necessary degree of air moisture) serving for the absorption of the carbon dioxide emitted. Thus, as the object enclosed in the vessel absorbs oxygen from the air, new oxygen enters from the container whereby the composition of the air is a constant one and its pressure remains unaltered.

РЕФЕРАТЫ

P. W. Zimmerman and F. Wilcoxon. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. Contrib. fr. Boyce Thompson Institute, vol. 7, № 3, 1935, стр. 209—229.

(П. В. Циммерман и Ф. Вилкоксон. Некоторые химические вещества роста, являющиеся причиной возникновения корней и других реакций в растениях).

В начале своей работы авторы приводят ряд данных об исследованиях ростовых веществ растений; исследования эти произведены в лаборатории Бойс-Томпсоновского института и появились только за последние годы. В 1933 г. были опубликованы две работы,[1] в которых было сообщено, что окись углерода и три газообразных непредельных углеводорода вызывали возникновение и усиление роста придаточных корней на стебле и листьях у некоторых растущих растений. Те же самые химические вещества вызывали эпинастию листьев, пролиферацию на стеблях и анэстезию растущих частей. Вент (Went) указал метод испытания ризокалина, этого корнеобразующего вещества; посредством этого метода можно было определить приблизительную концентрацию ризокалина, руководствуясь числом корней, образовавшихся на черенках душистого горошка, который обрабатывался этим веществом. Тиман и Вент (Thieman и Went), применяя указанный метод, определили относительные количества корнеобразующего вещества, встречающегося естественно в растительном и животном материале. Лайбах, Мюллер и Шефер (Laibach, Müller и Schäfer), применяя концентраты из мочевины и пыльцы, смешанной с ланолином, вызывали образование каллюса, клеточное деление и усиливали рост корней черенков. Кёгль, Гааген-Смит и Эркслебен (Kögl, Haagen-Smit и Erxleben) были первыми, которые изолировали вещество роста („гетеро-ауксин") в виде чистого химического соединения и определили его как индолоуксусную кислоту. Хитшкок (Hitchcock), применяя кислоты: индолоуксусную, индолопропионовую, фенилакриловую и фенилпропионовую, растворенные в воде, масле или в ланолине, и производя локальный контакт их с растениями, вызывал возникновение корней, эпинастию листьев, изгиб и набухание стебля. Кроме того, за последнее время найдено еще девять новых химических соединений, оказывающих формообразующее действие на растения. Соединения эти вызывают придаточные корни, эпинастию листьев, изгиб и разрастание в толщину стебля и анэстезию. Целью своей работы авторы поставили изучение сравнительной эффективности всех этих веществ и реакций, вызываемых ими у растений.

Авторы применяли следующую методику. Химические соединения употреблялись растворенными в дестиллированной воде или смешанными с ланолином. В тех случаях, когда ставились опыты с черенками, разбавление производилось кноповским раствором. Черенки помещались в пузырьки так, что основные концы их были погружены в растворы. Водные растворы вводились в стебли и черешки растущих растений посредством стеклянных трубок, вытянутых в капилляр на одном конце. Емкость трубок варировала, но в среднем вмещалось в них приблизительно 0,3 см^3 раствора. Капиллярный конец трубки вставлялся в стебель или черешок и проводил воду в растение. Была заметна разница в количестве времени, требующегося для опорожнения трубок. Таким образом реакция растения определялась по скорости, с которой вещества выходили из трубок.

---

[1] Zimmerman P. W., Crocker W. and Hitchcock A. E. Initiation and stimulation of roots from exposure of plants to carbon monoxide gas. Contrib. Boyce Thompson Inst. 5; 1—17, 1933.

Zimmerman P. W. and Hitchcock. Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. Contrib. Boyce Thompson Inst. 5; 351—369, 1933.

Ланолиновые препараты имели локальное применение, путем натирания смеси на стебли или листья стеклянной палочкой. Точное количество каждого соединения бралось на грамм ланолина. Амплитуда концентраций соединений, употреблявшихся при опытах, заключалась между 0,01 и 2%.

Материалом для экспериментов служили следующие растения: *Tagetes erecta* L., *Lycopersicum esculentum* Mill., *Fagopyrum esculentum* Moench., *Lathyrus odoratus* L., *Vicia faba* L., *Helianthus debilis* Nutt., *Helianthus tuberosus* L., *Dahlia variabilis* Desf., *Mimosa pudica* L. и *Chenopodium album* L.

Было испытано 16 ростовых веществ: 1) β-индолоуксусная кислота; 2) индолопропионовая кислота; 3) фенилакриловая кислота; 4) фенилпропионовая кислота; 5) окись углерода; 6) этилен; 7) пропилен; 8) ацетилен; 9) α-нафталеноуксусная кислота; 10) β-нафталеноуксусная кислота; 11) ацетонафтилуксусная кислота; 12) индоломасляная кислота; 13) фенилуксусная кислота; 14) флюоренуксусная кислота; 15) антраценоуксусная кислота и 16) α-нафтил-ацето-нитрил.

Экспериментируя с указанными веществами, авторы получили следующие результаты:

1. Главнейшая реакция растений, вызываемая веществами роста, заключается в локальном возникновении придаточных корней на стебле и листьях, пролиферации, разрастании в диаметре и изгибе стебля, ускорении роста и эпинастии листьев.

2. Ростовые вещества, примененные в ланолиновой пасте, вызывали локальные реакции в том месте, где они были нанесены, имели однако тенденцию вызывать и общую реакцию — при высокой концентрации. Водные растворы веществ вызывали общую реакцию, если концентрация была высокой, и местную — при низкой концентрации.

3. Вещества передвигались по стеблю вверх и вниз. Если они вводились посредством стеклянных трубок, вытянутых в капилляр на одном конце, то вещества поднимались на расстояние 19 дюймов в стебле артишока и 16 дюймов в стебле табака. Это расстояние указывалось сначала эпинастической реакцией листьев, а потом придаточными корнями, которые возникали вдоль стебля.

4. Все вещества замедляли удлинение ростков душистого горошка, но усиливали рост в диаметре стебля, в особенности, когда они применялись на верхушках. Эта реакция была подобна той, которая вызывалась окисью углерода и непредельными углеводородами.

5. Было некоторое указание на то, что ростовые вещества вызывали местную анэстезию в клетках подушечки листовых сочленений *Mimosa pudica.*

6. α-нафталеноуксусная и индоломасляная кислоты являются наиболее эффективными корнеобразующими веществами из всех до сих пор открытых, но они являются не столь эффективными, как индолоуксусная кислота, для эпинастической реакции листьев. Этилен или пропилен, растворенные в ланолине и примененные на растениях локально в течение трех дней подряд, вызывали локальное же возникновение корней через шесть дней.

7. Было указание на то, что растение может употреблять α-нафтил-ацето-нитрил как сырой материал, из которого оно может создать эффективное ростовое вещество.

Наконец, авторы установили, что растения (например *Chenopodium album*), обработанные ростовыми веществами (например, этиленом) производят газовые эманации, которые в свою очередь действуют как ростовые вещества, подобно этилену, пропилену, ацетилену и окиси углерода. Если обработанное растение помещается под стеклянным колпаком вместе с необработанным (свежим), то газовая эманация, испускаемая обработанным растением, вызывает эпинастическую реакцию у необработанного. У растущих растений продукция эманаций, которые принимались за этилен, усиливается после обработки растения ростовыми веществами. Эти химические соединения ускоряли рост, усиливая обмен веществ, который в свою очередь приводил к возрастанию продукции этилена живой тканью. Усиленный рост, появляющийся при применении специальных веществ, ускоряется с температурой, начиная от 50°F, как это становится очевидным благодаря эпинастической реакции.

Г. В. Домрачев

ХРОНИКА

Гербарий Научно-исследовательского института ботаники Московского государственного университета

В последние годы старый и крупный Гербарий Московского университета (насчитывающий в своих собраниях до 500 000 гербарных экземпляров растений) входил в состав лаборатории геоботаники (при кафедре геоботаники) и не имел ни собственной сметы ни штатов; обслуживал его один только заведующий лабораторией (он же ученый хранитель Гербария). В начале 1935 г. Гербарий вошел в состав Научно-исследовательского института ботаники на положении его самостоятельной секции. При этом он получил средства, временный штат сотрудников и новое руководство; заведывание им сперва было временно поручено проф. М. В. Культиасову, а с 1 июля 1935 г. — М. И. Назарову. В настоящее время Гербарий располагает следующим личным составом: заведующий, 2 помощника, лаборант и 2 препаратора. В летние месяцы временно привлекались для работ еще 10 препараторов.

За лето помещение было освобождено от загромождавших его ящиков с коллекциями, и были произведены общая поверка инвентарной книги и наличных коллекций, дезинсекцирование пачек, опись их, вынос менее ценных, преимущественно не обработанных и не монтированных коллекций во временные запасные помещения, монтаж и подготовка к включению обработанных коллекций и т. п. При этом было вскрыто, осмотрено, описано, дезинсекцировано, заново упаковано, пронумеровано и уложено в шкафы или во временные помещения 1400 пачек растений, из которых около 40—50% оказалось коллекциями, не переданными Гербарию и не занесенными в его инвентарную книгу. Кроме того, вынесено было из помещения Гербария во временное помещение в вестибюле свыше 70 ящиков и до 60 пачек ковылей (*Stipa*), собранных для издания, но пока не переданных университетскому Гербарию.

Было оборудовано временное помещение для не разобранных и не монтированных коллекций, хотя и неудобное для хранения коллекций (подвал), но сухое. В этом помещении установлены были электрическая печь (на случай появления сырости), электрический вентилятор, стеллажи, столы, и в настоящее время там сосредоточено около $^{1}/_{4}$ всех неразобранных пачек. После разборки и монтажа их освободившееся помещение будет использовано в качестве камер для химической дезинсекции коллекций — единственно радикальной меры борьбы с насекомыми в гербарии. В свободное же от работы время камера эта будет служить разборочной, куда коллекции будут поступать, прежде чем они перейдут в Гербарий для обработки, монтажа и включения.

Разобрано и очищено от мусора складочное сухое помещение под большой ботанической аудиторией, где, между прочим, хранилась крупная коллекция растений Японии (более 1000 гербарных листов), целиком, полистно монтированная в застекленные деревянные рамки и ящики. Гербарий этот извлечен, переклеен и помещен в шкафы; освобожденное помещение использовано для хранения необработанных пачек и под дублетный фонд.

Составлен карточный каталог на все коллекции Гербария: 1) записанные в инвентарную книгу, 2) незаписанные в нее, но переданные университету и 3) хранящиеся в Гербарии, но еще не переданные ему. Владельцам этих коллекций предложено будет или передать их университету, или взять обратно, или заявить, что коллекции их находятся до известного срока в обработке. Карточный каталог перекрестно проверен по разным источникам. Карточки снабжены необходимыми сведениями о коллекциях и коллекторах.

Проверена инвентарная книга Гербария и составлен список необходимых дополнений к ней. Выработана и введена форма новой инвентарной книги, удовлетворяющая всем основным требованиям научной инвентаризации коллекций. Введена регистрация коллекций, прибывающих в Гербарий извне, на обработку, затем коллекций, посылаемых из Гербария на сторону для обработки.

Составлен проект желательных коррективов к действующему „Положению о Гербарии" и к „Правилам пользования Гербарием". Составлен план работы на ближайший период и на 1936 г. и сметная заявка на 1936 г. с подробной объяснительной запиской, в которой ходатайствуется об отпуске средств на содержание 10 штатных единиц научного и технического персонала, на оборудование и на развитие научной деятельности Гербария. Монтировано и подготовлено к включению в отделы Гербария до 40—50 000 растений отечественных и иностранных, причем в монтаж пошло много коллекций, в течение десятков лет остававшихся неразобранными.

В основной комнате Гербария произведен ремонт и оборудовано 8 мест для научных занятий. В другой — бывшем вестибюле здания — поднят пол до общего уровня полов этажа, налажено отопление, убрана баллюстрада, проведено дополнительное освещение и оборудовано около 20 мест для занятий. В отремонтированной комнате установлены шкафы с особо ценными историческими коллекциями Гербария.

Разрешено приступить к наращиванию ряда мелких и низких шкафов для коллекций с целью увеличить их емкость и к замене в них стекол глухими дверями.

Предстоит в ближайшие месяцы включить все отремонтированные коллекции в свободные места шкафов, согласно с общей системой, и расставить шкафы в порядке основных разделов Гербария. Последнее — едва ли разрешимая задача в пределах современного помещения Гербария, но и здесь возможны мероприятия, которые дадут экономию места и большие удобства работы.

Подбираются пачки дублетов для составления обменного фонда, для изготовления наглядных пособий и школьных гербариев и т. п. Подготовляется к печати „Delectus" обменных растений. Написан и сдан для „Ученых Записок" Университета очерк о Гербарии с целью привлечения внимания к нему и распространения сведений о его составе и деятельности. Кроме того, по окончании поверки коллекций Гербария будет опубликован новый каталог коллекций Гербария, так как все опубликованные ранее устарели, вследствие значительного прироста новых коллекций за годы революции.

Ближайшими первоочередными задачами Гербария являются:

1. Подыскание для него нового, просторного и удобного помещения, без нарушения связи с кафедрами, которые он обслуживает, или, по крайней мере, вместе с Университетским ботаническим садом.

2. Разборка, монтаж и включение скопившихся за многие годы залежей неразобранных коллекций. Для осуществления этого требуются крупные средства на бумагу и на оплату труда наклейщиков.

3. Полное оборудование Гербария всем необходимым для работ в нем: инструментарием, библиотекой, иконотекой и пр.

4. Развертывание научных работ и доведение Гербария до состояния, соответствующего положению его в системе старейшего в стране университета и задачам Гербария как секции Института ботаники, обслуживающей научную его работу и учебную работу Биофака.

5. Приведение Гербария в ближайший период в такое состояние, чтобы с переездом в Москву Ботанического института Академии наук СССР (БИН) университетский Гербарий в Москве был вполне способен не только в полной мере осуществлять свои прямые задачи научно- и учебно-вспомогательного органа университета, но и стать ценнейшим, незаменимым, и вполне благоустроенным местным дополнением к Гербарию БИНа Академии наук СССР и вместе с последним принять участие в общей работе изучения флоры и растительности обширной нашей страны и смежных.

М. Назаров

Москва
1935 г.

Членам Государственного Ботанического Об-ва

Задача Государственного Ботанического Общества — объединение ботаников СССР для содействия развитию ботанических дисциплин в соответствии с задачами социалистического строительства.

Для этого необходимо деловое сотрудничество членов Об-ва и осуществление такой программы работ, которая удовлетворяла бы запросы к Об-ву со стороны членов его и всех лиц и учреждений, заинтересованных в развитии ботанических наук и в выполнении ими служебной роли в соцстроительстве.

В целях установления деловой связи с членами Об-ва для совместного построения и осуществления программы Об-ва, Государственное Ботаническое Об-во обращается к Вам с просьбой высказаться, в письменной форме, по следующим основным вопросам.

1. Какие запросы имеются у Вас к Ботаническому Об-ву и чем, по Вашему мнению, оно может быть полезным для Вас и для развития ботанических наук.

2. В какой форме желаете Вы принять участие в работе Ботанического Об-ва в 1933 г.? (Участие в консультационной работе Об-ва; в пропаганде ботанических знаний, в информации Об-ва о своей научной и научно-общественной деятельности; в объединении ботаников Вашего города, Вашего учреждения, Вашей специальности — в интересах Об-ва; в пополнении библиотеки Об-ва пожертвованием своих работ и дублетов из своей библиотеки; в написании для Ботанического Журнала СССР — органа Об-ва — обзорных и критических рефератов; в представлении для него же сведений для отдела научной и научно-общественной хроники; в содействии работе Об-ва по развитию стационарных полевых исследований; в представлении своих работ на собраниях Об-ва и т. д.).....

Ответы прошу пересылать по адресу: Ленинград, 1. Демидов пер., 8-а. Гос. Ботан. Общество. Ученому секретарю Об-ва П. Шенникову.

Президент Об-ва академик В. Комаров

ОГИЗ—БИОМЕДГИЗ—ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ОТКРЫТА ПОДПИСКА на второе полугодие 1936 года

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

(Журнал Русского Ботанического Общества)

издаваемый УПРАВЛЕНИЕМ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР
и БИОМЕДГИЗОМ

Программа журнала: 1) оригинальные статьи по всем отраслям ботаники на русском языке, с франц., немецк. или английск. резюме, 2) флористические заметки, 3) обзоры по отдельным научным вопросам, 4) рефераты новых русских и важнейших иностранных работ, 5) критико-библиографические обзоры учебников и учебных пособий для университетов, 6) хроника научной жизни, 7) личные известия.

Редакционный комитет: ***В. В. Алехин (Москва), Г. Г. Боссэ (Москва), Н. А. Буш, акад. В. Л. Комаров, Л. И. Курсанов (Москва), акад. В. Н. Любименко, акад. А. А. Рихтер, С. В. Солдатенков, В. Н. Сукачев, В. А. Траншель, А. П. Шенников, Е. И. Штейнберг.***

Отв. редактор академик ***В. Л. Комаров.***
Отв. секретарь ***Е. И. Штейнберг.***

Адрес редакции: Ленинград 1, Демидов переулок, 8-а.

Выходит 6 книг в год.

Подписная цена на год 15 р., на 6 мес.—7 р. 50 к.

Avis de la rédaction: à partir de 1932 le Journal Botanique de l'URSS est la suite du Journal de la Société Botanique de Russie. Les articles originaux sont accompagnés d'un résumé en langue étrangère.

Adresse: Léningrad 1, Démidoff péréoulok, 8-a.

Подписка принимается отделениями, киосками, уполномоченными КОГИЗ'а (Книгоцентра), Союзпечатью и всюду на почте.

◆ Тираж ограничен. ◆ В розницу журнал не поступает. ◆